FLORA

ODER ALLGEMEINE BOTANISCHE ZEITUNG

HERAUSGEGEBEN VON

DR. O. RENNER

PROFESSOR AN DER UNIVERSITÄT JENA

NEUE FOLGE. 30. BAND

DER GANZEN REIHE 130. BAND

1. HEFT

MIT 72 ABBILDUNGEN IM TEXT

Nachlaß von Prof. N. Malta

JENA

VERLAG VON GUSTAV FISCHER

1935

Flora. N. F. Band 30	Heft 1	S. 1—130, Jena, 11. 11. 1935

Inhaltsverzeichnis.

Seite

MICKAN, MAX, Zur Kenntnis der Oenothera argillicola Mackenzie. Genetische und zytologische Untersuchungen. Mit 17 Abbildungen im Text . . . . . 1—20

ALEXANDROV, W. G. und ALEXANDROVA, O. G., Über den anatomischen Bau des Endosperms im Weizenkorn. Mit 9 Abbildungen im Text 21—38

MEDWEDEWA, G., Zur Biologie der Bestäubung von Apocynum venetum L. Mit 6 Abbildungen im Text . . . . . 39—56

DENING, K., Untersuchungen über sexuellen Dimorphismus der Gametophyten bei heterothallischen Laubmoosen. Mit 3 Abbildungen und 9 Kurven im Text . . . . . 57—86

RINK, WILHELM, Zur Entwicklungsgeschichte, Physiologie und Genetik der Lebermoosgattungen Anthoceros und Aspiromitus. Mit 28 Abbildungen im Text . . . . . 87—130

Die „Flora" erscheint zwanglos in einzeln berechneten Heften. Je 4 Hefte bilden einen Band. Im Jahre 1935 wird ein Band ausgegeben, dessen Gesamtpreis RM 40.— nicht überschreiten wird.

Manuskripte in deutscher Sprache, völlig druckfertig in Maschinenschrift, sind zu richten an Prof. Dr. O. Renner, Jena, Botanisches Institut.

Äußerste Kürze wird allen Mitarbeitern zur Pflicht gemacht. Tabellen und Abbildungen sind auf das unumgänglich Nötige zu beschränken.

Verfassernamen sind dort, wo sie im Druck hervorgehoben werden sollen — nicht grundsätzlich, z. B. nicht bei öfterer Wiederholung — gerade zu unterstreichen, lateinische Namen sind gewellt zu unterstreichen. Die Texte zu den Abbildungen sind auf besonderem Blatt gesammelt beizugeben.

In den Literaturlisten sollen Zeitschriftenartikel so zitiert werden wie: Jurn. of Genetics 22, 335—357 (1930).

Das Honorar beträgt RM 30.— für den Druckbogen, bis zu einem Höchstumfang von 3 Bogen. Dissertationen sind in beschränktem Umfang zugelassen und werden nicht honoriert. Von jedem Beitrag werden 30 Sonderdrucke auf Bestellung unentgeltlich geliefert. Weitere Sonderdrucke werden zu den Selbstkosten berechnet. Die Kosten nachträglicher Korrekturen im Satz können dem Autor berechnet werden.

Verlag von Gustav Fischer in Jena *Neue Auflage*

Lehrbuch der Botanik
für Hochschulen

Begründet von

E. Strasburger, F. Noll, H. Schenck und A. F. W. Schimper

Neunzehnte, umgearbeitete Auflage

Bearbeitet von

Dr. Hans Fitting
ord. Professor an der Universität Bonn

Dr. Hermann Sierp
ord. Professor an der Universität Köln

Dr. Richard Harder
ord. Professor an der Universität Göttingen

Dr. George Karsten
ord. Professor an der Universität Halle-Wittenberg

Mit 868 zum Teil farbigen Abbildungen im Text

XII, 628 S. gr. 8° 1935 Rmk 18.—, geb. 20.—

583
417

Zur Kenntnis der Oenothera argillicola Macke

Genetische und zytologische Untersuchungen[1]

Nachlass von Prof. N. Malta

Von **Max Mickan.**

Mit 17 Abbildungen im Text.

Oenothera argillicola wurde 1904 von Mackenzie in den Bergen von Virginia und West-Virginia längs der Chesapeake- und Ohio-Eisenbahnlinie als eine der gemeinsten und bemerkenswertesten Pflanzen auf offenen, sonnigen Lehmhügeln (argilla = Lehm) und längs der Flüsse auf lockerem Steinboden beobachtet. Eine genaue Beschreibung veröffentlichte Mac Dougal (1905, S. 11 und Taf. VII). Bartlett (1914, S. 46) erwähnt die Pflanze wegen des mit *Oenothera scitula* und *laevigata* gemeinsamen Standortes bei White Sulphur Springs in West-Virginia und sagt von ihr: "this species stands alone among our Onagras".

In Kultur genommen wurde die Art von de Vries (1916), der sie aber wegen der bei uns sehr späten Blütezeit für Kreuzungen ungeeignet fand. Boedijn (1924) untersuchte ihren Pollen.

Für meine Bastardanalyse erbat sich Herr Prof. Renner, da die Pflanze in Holland nicht mehr in Kultur war, Samen von Herrn Prof. Bartlett, die dieser in entgegenkommendster Weise eigens bei White Sulphur Springs im Januar 1928 sammelte. Seitdem wird die schöne Art in Jena und auch wieder in Amsterdam kultiviert.

Die Keimlinge sind leuchtend rot gefärbt. Nach Entfaltung werden die Kotyledonen tief blaugrün. Die überwinterten Rosetten sind dicht und fest und haben gewellte Blätter (Größe 24:1,3 cm).

Charakteristisch für die erwachsene Pflanze sind vor allem: die völlige Kahlheit aller Teile, die sehr schmalen, fast linealischen (Größe 15,3:1,6 cm), kräftig braunrot marginaten, zuerst rotnervigen Blätter, die stark plagiotropen, leuchtend roten Stengel mit den kräftig gekrümmten Gipfeln, die großen Blüten (Kronblätter 4:4 cm), die fast fadenförmigen, stark spreizenden, rotspitzigen Kelchzipfelspitzen, die am Grund sehr dicken, kegelförmig zugespitzten, oft geotropisch gekrümmten, vor der Reife dunkelrot anlaufenden Früchte.

Kreuzungen mit anderen Sippen scheinen selten vorzukommen, denn aus spontaner Bestäubung gewonnene Samen lieferten fast nur *argillicola*, wenige Bastarde (2).

I. Komplexanalyse.

Über Bastarde von *O. argillicola* hat bis jetzt nur Stomps berichtet (1929, 1930); er hält die Art für homozygotisch, wie auch Boedijn (1924) und Davis (1931).

Meine ersten Beobachtungen wurden an Bastarden angestellt, die Herr Prof. Renner im Sommer 1929 hergestellt hatte. An gewissen,

1) Erschienen als Dissertation der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät der Universität Jena.

aber nicht an allen Kreuzungen wurde bald klar, daß *O. argillicola* isogamheterozygotisch ist: sowohl als Mutter wie als Vater liefert sie Zwillingsbastarde, die sich besonders in der Blattbreite unterscheiden. Die beiden Komplexe wurden nach diesem Merkmale als *dilatans* und *angustans* bezeichnet (inzwischen veröffentlicht: Renner 1933, S. 248).

Die Komplexe sind einander sehr ähnlich. Beide vererben ausgesprochene Neigung zur Zweijährigkeit (*angustans* noch stärker als *dilatans*), schmale, lange marginate Blätter mit meist roter Blattrippe (Ausnahme: *albata*) und rote Stengel mit nickenden Gipfeln.

Unterschiede zwischen den Zwillingsbastarden werden schon an den Sämlingen in den Keimschalen sichtbar. Die *angustatae* zeigen schmälere, kleinere, spitzere, dunklergrüne Kotyledonen als die *dilatatae*. Die *dilatatae* sind gekennzeichnet durch etwas breitere Blätter, kräftigen Wuchs, reichliche, lange Behaarung und abgestutzte Infloreszenzen. Die *angustatae* dagegen haben niedrigen Wuchs mit schwachen Trieben, feine, spärliche Behaarung, tiefblaugrünes, fettig glänzendes, buckliges und gekräuseltes Laub. Die Internodien sind länger, Knospen und Früchte schlanker, Blüten meistens etwas kleiner; Beginn der Blütezeit durchschnittlich 10 Tage später.

In den Verbindungen mit *O. Hookeri* (7 und 8) gehen die Sämlinge teils mit winzigen gelben, schwach hellgrün gefleckten, teils mit weißen Kotyledonen zugrunde. Schöne grüne, blühende *Hookeri-dilatata* wurden ohne Schwierigkeit mit einer kleinblütigen *Hookeri* erzielt (10), deren Genom mit *biennis*-Plasma ausgestattet war.

Als absterbende Keimlinge mit kleinen gelben und einigen wenigen schwach hellgrün- und rotfleckigen Kotyledonen traten beide *laetae* in der Kreuzung *Lamarckiana* × *arg.* (12) auf; die dazu gehörigen *velutinae* waren grün und wuchsen zu stattlichen Individuen heran. Alle vier erwartete Formen in blühenden Exemplaren lieferte dagegen die reziproke Kreuzung (11). Schecken, sektorial und periklinal gebaut, wurden in sämtlichen *Lamarckiana*-Verbindungen beobachtet.

Die *rubens*-Zwillinge aus *arg.* × *biennis* (3) zeigten sich als typisch zweijährige, fleckige, aber doch gut lebensfähige Pflanzen. Dagegen in *biennis* × *arg.* (4) fanden sich die *rubrae* als weiße und grünweiße, bald absterbende Keimlinge, von denen einmal eine *rubidilatata* bis zum Rosettenstadium heranwuchs. Die *albatae* dieser Kreuzung sind grüne, kräftige Pflanzen. Die *albidilatata* ähnelte sehr der *albicurva* und der *albiflexa*.

Entsprechende phänotypische Prägung hatte die *albidilatata* aus *suaveolens* × *arg.* (16). In dieser Verbindung haben wir die mit *curvans* und *flectens* gemeinsame Eigentümlichkeit, daß die *flavae* mit *suaveolens*-

Plasma aus Chlorophyllmangel eingingen (Renner 1924). In der reziproken Kreuzung *arg.* × *suaveolens* (15) wuchsen einige *flavidilatata* zu blaßgrünen, gelbfleckigen und stark weiß gescheckten Pflanzen heran. Die schwache, krüpplige *flaviangustata* erreichte maximal eine Höhe von ½ m. Die Knospen fielen früh ab; selten kam es bis zur Entfaltung der Blüte. Wie bei der *flavicurva* — als Wirkung von *curvans* —, so fanden sich auch hier bei der *flavidilatata* am Stengel am Grunde langer, feiner Haare rötliche Tupfen.

Pictidilatata und *pictiangustata* aus *cruciata* × *arg.* (6) — beide mit teilweise starker periklinaler Scheckung — wurden zu prächtigen Pflanzen vom Typus der *O. cruciata* erzogen. Die *flexa* in der Kreuzung *O. arg.* × *cruciata* (5) erschien stets einförmig (über 300 bis zur Blüte aufgezogen). Bis auf wenige, kleine, unbefruchtete Samenanlagen waren alle Samen groß und über 90% keimfähig. Die Zwillingsbastarde scheinen daher hier größte Ähnlichkeit zu besitzen.

Unter mehreren hundert Pflanzen der *O.* (*muricata* × *arg.*) *rigida* (14) waren Zwillinge zuerst nicht erkennbar. Die Kreuzungen *O. muricata* ♀ × *albidilatata* ♂ (25) und × *albiangustata* ♂ (73) zeigten geringe Unterschiede in der Blattbreite, Knospenbehaarung und Blütengröße. Außerdem war die *rigiangustata* stark gelbgrün und weiß gescheckt. *O. arg.* × *muricata* (13) lieferte nur *curvidilatata*, daneben einmal zwei Rosetten von kurzer Lebensdauer, wohl *curviangustata*. Zu erwähnen ist noch das Auftreten einer Pflanze in *muricata* × *arg.* mit dichterer Infloreszenz und kürzeren Blättern.

Die Synthese der reinen Art durch Kreuzungen der Zwillingsbastarde miteinander (verwendet dazu die *albicans*- und *pingens*-Verbindungen, 81—84) zum weiteren Beweis der isogam-heterozygotischen Natur der *O. argillicola* scheiterte an der Aufspaltung der Komplexe. Recht *argillicola*-ähnliche Typen traten in diesen Kreuzungen auf.

Für das Verständnis der Aufspaltung in F_2 ist die Kenntnis der Chromosomen-Konfiguration in der Reduktionsteilung der F_1-Typen unerläßlich. Die folgende Liste gibt eine Übersicht der zytologisch untersuchten Bastarde:

h/Hookeri · dilatans 4, 4, 2, 2, 2
b/albicans · dilatans 10, 2, 2
s/albicans · dilatans..... 10, 2, 2
rigens · dilatans 8, 4, 2
velans · dilatans 6, 4, 2, 2
pingens · dilatans ..... 8, 4, 2 (?)
dilatans · flavens 4, 2, 2, 2, 2, 2

dilatans · rubens 10, 2, 2
dilatans · curvans 6, 4, 2, 2

h/Hookeri · angustans .. 4, 2, 2, 2, 2, 2
b/albicans · angustans .. 12, 2
s/albicans · angustans... 12, 2

velans · angustans 4, 4, 2, 2, 2
pingens · angustans..... 12, 2 (?)
angustans · flavens 2, 2, 2, 2, 2, 2, 2
(aus Metaphasen)
angustans · rubens..... 12, 2

angustans · flectens 6, 4, 2, 2

II. Faktorenanalyse.

A. Dilatans.

Mit *albicans* tauscht *dilatans*: 1. Den Nickfaktor Ce (für *cernua*), denn bei Kreuzung von *albidilatata* ♀ mit *biennis* ♂ (21) entsteht aufrechte und nickende *biennis*, bei Rückkreuzung mit *biennis* ♀ (24) finden sich wohl infolge zu geringer Anzahl aufgezogener Pflanzen nur nickende Individuen, mit *muricata* ♀ (25) entstehen nickende und aufrechte *rigens · dilatans*. Im Pollen ist also *ce-dilatans* aktiv, das sein ce von *albicans* herleitet. Ce Ce-Individuen scheinen nicht lebensfähig; sie lagen vielleicht in den gelben Sämlingen der F_2 (19) vor. Infolge der geringen Zahl von Pflanzen fanden sich in der Selbstung keine ce ce. 2. Den Behaarungsfaktor Pil. In der F_2 (19) und in der Rückkreuzung von *albidilatata* ♂ (24) mit *biennis* ♀ treten bräunlich behaarte pil pil-Individuen auf; pil-*dilatans* ist also im Pollen aktiv. Die Kreuzungen mit *argillicola* ♂ (20) und mit *muricata* ♂ (22) geben wegen großer Sterblichkeit kein klares Resultat. — Der Marginationsfaktor M geht von *dilatans* nicht auf *albicans* über. Die beiden Chromosomenpaare enthalten also Pil pil und Ce ce.

Mit *curvans* tauscht *dilatans*: einen Behaarungsfaktor, wahrscheinlich Pil, denn die für *dilatans* charakteristische lange, zottige Kelchbehaarung findet sich in der F_2 (31) — hier teilweise besonders stark — und in den Rückkreuzungen mit *muricata* ♀, ♂ (36, 33) neben den Typen mit seidig, weich, anliegend behaarten Knospen. Auch *biennis* × *curvidilatata* (35) gab verschieden behaarte Typen. Mit *argillicola* ♀ (34) gekreuzt entstehen Pflanzen mit unbehaarter Knospe und solche mit fein seidig behaartem Kelch. Die Kreuzung mit *argillicola* ♂ (32) zeigt wegen geringer Anzahl Pflanzen keine Spaltung. Über die Bedeutung der absterbenden Sämlinge in F_2 (31), in Rückkreuzung mit *argillicola* ♀, ♂ (34, 32) und mit *muricata* ♂ (33) und der Krüppel und Rosetten in der Selbstung läßt sich zunächst nichts sagen.

Mit *flavens* tauscht *dilatans*: 1. Den Marginationsfaktor M, denn in *suaveolens* ♀ × *flavidilatata* ♂ (41) erscheinen Mm- und mm-*suaveolens* und -*albidilatata*, ebenso in der geselbsteten *flavidilatata* (37) M- und m-Typen; M M und M m waren nicht zu unterscheiden. 2. Den Nickfaktor Ce unabhängig von M, denn in der F_2 (37) und in der Rückkreuzung mit *suaveolens* ♀ (41) entstehen ce ce- und Ce ce-Formen. Vielleicht sind hier ebenfalls die Ce Ce der F_2 in den absterbenden Keimlingen zu suchen. 3. Einen Blattbreitefaktor b gekoppelt mit dem Behaarungsfaktor Pil gegen B-*flavens* mit Pil fla, denn in *suaveolens* ♀ × *flavidilatata* ♂ (41) besitzen die *albidilatata* sehr breites Blatt mit fein-, weich-

behaarter Knospe und schmales Blatt mit zottig-, langhaarigem Kelch; in Rückkreuzung mit *argillicola* ♀, ♂ (40, 38) entstehen breitblätterige Individuen mit feinbehaarten, schmalblätterige mit unbehaarten Knospen. B B-Homozygoten fehlen wohl wegen zu geringer Anzahl Pflanzen. Ob die b-Homozygoten in der F_2 (37) und in den Kreuzungen mit *argillicola* ♀, ♂ (40, 38) vielleicht unter den Zwergen oder unter den zahlreich zugrunde gegangenen Keimlingen vertreten sind, bleibt offen. Die Bedeutung der defekten Kronen in Verbindung mit breiten, gedrungenen, stark gewellten, scheckigen Blättern an einigen Pflanzen in *arg.* × *flavidilatata* (40) ist vorläufig nicht zu ermitteln. In *flavidilatata* × *suaveolens* (39) äußert sich die ungünstige Wirkung des Plasmas in keimunfähigen Samen; ein Teil der Zygoten ist lebensunfähig, weil sie aus *flavens* · *flavens* bestehen.

Mit *flectens* dürfte Ce gegen Fl getauscht werden. Sicher beobachtet ist der Austausch nicht, weil das Material zu spärlich war. In der F_2 (42) und in der Rückkreuzung mit *cruciata* ♂ (45) gehen die Sämlinge massenhaft, größtenteils sehr früh oder später als Krüppel zugrunde. Die Rückkreuzungen mit *cruciata* ♀ (48), mit *argillicola* ♀, ♂ (46, 43) und *biennis* ♀, ♂ (47, 44) zeigen kein klares Ergebnis.

Mit *pingens* · *dilatans* wurden *argillicola* ♀, ♂ (53, 51) und *cruciata* ♀, ♂ (54, 52) verbunden. Außer verschiedener Blütengröße in der F_2 (50) zeigen diese Verbindungen wohl wegen großer Sterblichkeit keine Spaltung.

Mit *rigens* tauscht *dilatans*: M p Ce gekoppelt gegen m P ce, denn die Rückkreuzungen mit *muricata* ♀ (60) ergeben aufrechte-getupfte und nickende-ungetupfte *rigidilatata*, mit *biennis* ♂ (57) ebenso zweierlei *rubirigida*. Aus *rigidilatata* × *muricata* (58) gingen die m M^{cu}P p ce Cu- und die schwächeren $M^{di}M^{cu}$p p Ce Cu-Typen hervor. Eine M m P P-*rigidilatata* in der Rückkreuzung mit *muricata* ♀ (60) scheint zu zeigen, daß P-*dilatans* infolge von crossing-over im Pollen vorkommt. Auffallend ist die Formenmannigfaltigkeit in der Selbstung (55). Krüppel, Rosetten und schwache Keimlinge sind vorläufig nicht zu identifizieren. Die Faktoren M m P p Ce ce sind im Viererring enthalten.

Mit *rubens* tauscht *dilatans* vielleicht den Spitzkelchfaktor Sp gegen sp, denn die abgeleitete *rubra* (61) schien in F_2 Stumpfkelche abzuspalten[1]).

Mit *velans* tauscht *dilatans*: M p Ce gekoppelt gegen m P ce, denn in der F_2 (62 und 63) tritt aufrechte „*amphivelutina*" = *velans* · m P ce-

1) Anm. b. d. Korrektur: In der F_2 der primären *rubidilatata* fand Prof. Renner einen vermutlich homozygotischen *argillicola*-Typus. Danach scheint *dilatans* sein Letalchromosom gegen ein homozygotisch nicht letales Chromosom von *rubens* zu tauschen.

dilatans auf wie in der F_2 der *flexivelutina* (Renner 1933), ebenso in *r-Lamarckiana* × *velutidilatata* (66), hier diese P ce mit welligen Brakteen. Von Renner bei *flectens* als Merkmal von lor beobachtet, ist dies anscheinend auch ein Charakter von *dilatans*. In derselben Rückkreuzung mit *Lamarckiana* ♀ (66) wurde noch *gaudens* · m P ce-*dilatans* und *gaudens* · M p Ce-*velans* gefunden, ferner eine Semigigas : (*gaudens* + *velans*) · m P ce-*dilatans*. Nach den *argillicola* aus der Rückkreuzung mit *argillicola* ♀ (65) scheint P-*dilatans* im Pollen möglich zu sein. Den Erfahrungen von Renner (1933, bei *flectens*) über die gesetzmäßigen Beziehungen im Koppelungswechsel entspricht, daß *dilatans* mit *velans* M p Ce gegen m P ce, mit *flavens* M und C frei gegen m und ce tauscht. — Die gekoppelten Faktoren enthält wieder der Viererring.

B. Angustans.

Mit *albicans* tauscht *angustans*: Ce gegen ce, denn in *albiangustata* × *biennis* ♀, ♂ (72, 69) entstehen nickende und aufrechte Individuen. Der ungünstige Einfluß des Plasmas ist sehr wahrscheinlich in der F_2 (67) und in den Rückkreuzungen mit *argillicola* ♂ (68) und *muricata* ♂ (70) an der geringen Lebensfähigkeit der Sämlinge schuld. Die Kreuzungen mit *argillicola* ♀ (71) und *muricata* ♀ (73) zeigen außer einigem geringen Variieren im Blatt und in der Behaarung des Kelches und verschiedener Blütengröße keinerlei Spaltung. M geht auch hier nicht auf *albicans* über. Bräunliche Infloreszenzen (pil pil) wurden nirgends beobachtet. Ce ce ist in dem freien Paare enthalten.

Mit *flavens* tauscht *angustans*: 1. Den Nickfaktor Ce, wie aus der Kreuzung mit *muricata* ♀ (75) hervorgeht; 2. Unabhängig von Ce den Faktor M in der gleichen Kreuzung. Es erschienen m Ce-, M ce- und m ce-*rigiangustata*; M Ce fehlt wohl nur zufällig. 3. Einen Blattbreitefaktor b gegen B von *flavens*, denn die Kreuzungen mit *muricata* ♀ (75) und mit *argillicola* ♀ (74) spalten beide nach der Blattbreite. Die bb-Typen befinden sich in *arg.* × *flaviangustata* (74) wohl unter den massenhaft absterbenden Sämlingen ebenso wie die Ce Ce-Individuen.

Mit *pingens* tauscht *angustans*: Einen Blattbreitefaktor, denn bei Rückkreuzung mit *cruciata* ♀ (80) entstehen Typen mit zwei verschiedenen Blattbreiten. Die Kreuzungen mit *argillicola* ♀, ♂ (79, 77) ergeben einförmige Rosetten. Warum die Samen der geselbsteten *pictiangustata* (76) nicht keimten, ist nicht bekannt.

Alle verwendeten Komplexe zeigen in ihren Verbindungen mit *dilatans* und *angustans* sehr auffällige Spaltung nach der Blütengröße.

Wie aus den Analysen ersichtlich ist, stehen *dilatans* und *angustans* in naher Beziehung zur *curvans*-Gruppe (Hoeppener u. Renner 1929) und sind nicht — wie bis jetzt bekannte Vertreter der Gruppe — reine Pollenkomplexe. Die Ergebnisse in der Faktorenanalyse zeigen eine besonders nahe Verwandtschaft der beiden Komplexe mit dem *flectens*-Komplex der *Oenothera cruciata*.

In dem Problem der Artbildung bei *Oenothera* sind die spontanen Sippen mit einem Viererring von besonderer Bedeutung, da diese den Grenzfall in der Komplex-Heterozygotie darstellen. *O. franciscana* (Cleland 1922) — bisher einziger Vertreter in dieser Gruppe — besteht aber nach züchterischem Experiment aus zwei dem Gengehalt nach identischen Komplexen (Hoeppener u. Renner 1929; Kulkarni 1929; Cleland 1932). Bei *O. argillicola* geht „der Translokationsprozeß Hand in Hand mit Letalwirkungen" (Renner 1933, S. 248); deshalb sterben die Homozygoten frühzeitig ab, und die beiden Komplexe sind deutlich verschieden. Zum ersten Male haben wir in *O. argillicola* eine konstante Heterozygote mit einem Viererring und fünf Paaren.

III. Die Chromosomenformeln der Komplexe.

Angustans scheint mit *flavens* sieben Paare zu bilden (die Diakinese ist nicht beobachtet), hätte dann also wie *flavens* die Chromosomen:

1·4 2·3 5·6 7·8 9·10 11·12 13·14

Dem entspricht, daß *angustans* auch mit h/*Hookeri*, *velans*, *rubens* und *albicans* dieselben Konfigurationen bildet wie *flavens*. Dem Chromosom 1·4 muß Ce angehören, das Chromosom 2·3 muß M enthalten, weil *angustans* mit *flavens* und mit *albicans* den Faktor Ce tauscht, mit *flavens* außerdem noch M.

Dilatans hat gegenüber *angustans* eine einzige Translokation. Die Chromosomen 1·4 und 2·3 müssen auch in *dilatans* vorhanden sein, weil mit *albicans* Ce, mit *flavens* Ce und M frei und entsprechend mit *velans* und *rigens* die beiden Chromosomen im Viererring gekoppelt getauscht werden. Auch 5·6 scheint vorhanden nach der Spaltung mit *rubens*. Die Lage der Translokation ergibt sich aus dem Verhalten gegenüber *albicans*: pil wird getauscht, also enthält *dilatans* das Chromosom 7·9 (in der Bezeichnungsweise von Renner 1933, S. 240 und 243), und dazu gehört als Korrelat 8·10. So wird verständlich, daß in *flavidilatata* Behaarung und Blattbreite gekoppelt getauscht werden, weil B von *flavens* in 7·8 liegt. Die beiden letzten Chromosomen müssen dieselben wie in *angustans* und in *flavens* sein. So kommt man zu der Formel für *dilatans*:

1·4 2·3 5·6 7·9 8·10 11·12 13·14.

IV. Die Spaltungs- und Keimzahlen.

Aus sämtlichen auswertbaren Kreuzungen geht hervor, daß die beiden Komplexe in den Eizellen ziemlich gleich häufig auftreten; das Verhältnis war 83 *dilatans* zu 77 *angustans*. — Im Pollen ist *dilatans* häufiger zur Befruchtung gekommen als *angustans*; die Zahlen sind 116 gegen 62.

Über das Stärkeverhältnis der Komplexe in den Bastarden läßt sich bis jetzt sehr wenig aussagen. *Rigens* ist *dilatans* überlegen (77 gegen 23%). *Pingens* dagegen unterliegt gegen *dilatans* (23 gegen 77%) und gegen *angustans* (21 gegen 79%).

V. Die Homozygoten.

Wenn *O. argillicola* isogam-heterozygotisch ist, müssen die beiderlei Homozygoten in Form tauber Samen aufzufinden sein (Hiorth 1926). Unter den nach Selbstbestäubung gebildeten reifen Samen sind 77,4% groß, 22,6% klein. In letzteren fanden sich nur noch Endospermreste mit teilweise riesigen Kernen, aber keine Embryonen. Abgesehen vielleicht von einigen unbefruchteten Samenanlagen haben wir wohl unter dieser Kategorie die eine Hälfte von Homozygoten vor uns. Von 50 großen Samen keimten 62%. Von den nicht gekeimten 38% enthielten 30% kopfförmige Embryonen, wohl Homozygoten, zum allergrößten Teile fast so große wie normale. Die übrigen 8% waren zweikeimblättrig.

Zur Identifizierung der *dilatans*- und *angustans*-Homozygoten wurden folgende zweijährige Kreuzungen benutzt: *arg.* × *albiangustata*: von 85 Samen 29 (34%) gekeimt; leer 11 (13%) normalgroße und 45 (53%) bedeutend kleinere, die nur *angustans*-Homozygoten sein können. *Arg.* × *albidilatata*: von 129 Samen 78 (60%) gekeimt; leer 14 (11%); der Rest enthielt mittelkopfförmige Embryonen, *dilatans*-Homozygoten. *Albidilatata*, geselbstet: von 100 Samen 22 gekeimt, 5 noch mit großen zweikeimblätterigen Embryonen (= keimfähig 27%); leer 8; mit kopfförmigen Embryonen von kleinerer bis mittlerer Größe 65. *Albiangustata*, geselbstet: von 100 Samen 34 gekeimt; leer 10; mit winzigen, zweikeimblättrigen Embryonen 56.

Beide F_2-Generationen lassen erkennen, daß die *angustans*-Homozygoten früher gehemmt werden als die *dilatans*-Homozygoten, ebenso wie in den Rückkreuzungen mit *argillicola* ♀. Aus allen diesen Erfahrungen ist wohl zu schließen, daß auch in der Art die *dilatans*-Homozygoten größer werden als die *angustans*-Homozygoten.

μ:	120			140			160			180			200	Sa.	aktiv		inaktiv		leer		Sa.
															absol.	%	absol.	%	absol.	%	
argillicola	—	—	—	—	—	—	14	63	**79**	34	4	1	—	195							
argillicola	—	—	—	—	—	2	16	63	**82**	18	1	—	—	182	922	98,1	—	—	18	1,9	940
argillicola	—	—	—	—	—	—	9	35	**81**	35	7	1	—	168							
curvans · dilatans	—	—	1	5	**60**	29	**82**	18	7	3	—	—	—	205	472	64,5	—	—	280	35,5	752
flectens · dilatans	—	—	—	—	2	15	**81**	36	**60**	27	5	—	—	226	240	37,5	—	—	400	62,5	640
flavens · dilatans.....	—	—	5	5	30	49	**79**	14	3	—	—	—	—	185	638	70,4	—	—	268	29,6	806
velans · angustans.....	—	—	4	17	**53**	34	**80**	17	—	—	—	—	—	205	327	43,7	—	—	432	56,3	759
velans · dilatans	—	—	—	—	6	19	42	59	**82**	7	—	—	—	215	378	48,4	—	—	403	51,6	781
albicans · angustans ..	—	—	2	8	18	45	**72**	39	15	6	3	—	—	208	200	20,5	145	14,9	630	64,6	975
albicans · dilatans.....	—	—	—	3	22	22	**80**	22	41	5	3	1	—	199	234	21,1	114	10,4	762	68,6	1110
rigens · dilatans	1	1	2	10	22	31	**66**	35	28	7	—	—	—	203	203	20,4	91	9,2	701	70,4	995
h/Hookeri · angustans .	—	—	2	4	6	28	**79**	44	15	—	—	—	—	178	489	58,8	—	—	342	41,2	831
rubens · dilatans	—	—	—	7	**48**	28	22	28	**81**	18	—	—	—	232	374	44,1	—	—	473	55,9	847
rubens · angustans	—	1	2	6	**42**	29	73	**75**	68	6	—	—	—	302	228	36,1	—	—	403	63,9	631
gaudens · angustans ...	—	—	1	6	**47**	26	33	76	**82**	8	—	—	—	279	390	45,4	—	—	470	54,6	860
gaudens · dilatans	—	—	5	16	**51**	34	40	**80**	20	7	—	—	—	253	351	48,3	—	—	376	51,7	722

VI. Der fertige Pollen.

Die Häufigkeit von aktiven, inaktiven und leeren Pollen und die Variabilität der Pollengröße zeigt die Tabelle. Die Variationskurven der Kreuzungen sind oft eingipfelig, am ausgeprägtesten zweigipfelige finden sich in den Verbindungen mit *rubens* und *gaudens*. Auffällig ist die Größe der Pollenkörner beider Komplexe gegenüber *Lamarckiana* mit durchschnittlich 170 μ. Die Gestalt der Stärke im aktiven Pollen war einheitlich spindelförmig.

VII. Die Embryosackentwicklung.

In den Samenanlagen der *O. argillicola* tritt in stärkstem Maße Konkurrenz zwischen der I. und IV. Gone auf. Wir kennen diese Erscheinung bereits von *muricata* (Renner 1929), *suaveolens* (Hoeppener und Renner 1929), *grandiflora* (Gerhard 1929) und der Homozygote *purpurata* (Rudloff 1929). Da hier alle drei möglichen Entwicklungstypen vorliegen, ist über die Lage der Komplexe nichts Näheres zu sagen, ebensowenig kann Polarisation festgestellt werden.

In 55 Fällen wuchs die I. Gone, in 25 die IV. allein zum fertigen Embryosack heran. 68mal war deutlich Konkurrenz sichtbar; davon lagen 9mal zwei fertige Embryosäcke nebeneinander vor.

VIII. Belege.

P- und F_1-Generationen.

1. *argillicola* geselbstet: von 100 Samen 69 gekeimt und hochgezogen; davon 5 Rosetten 2jährig kultiviert. Nochm. gesät: von 50 Samen 30 gek. Nochm. gesät: von 50 Samen 32 gek., mehrere 1jährig blühend. **2.** *argillicola* spontanbest.: von 100 Samen 89 gek.; 3 ammophila (?)-Bastarde, im übrigen typische argillicola. Nochm. gesät: von 100 Samen 85 gek.; 3 Bastarde, sonst typ. argill. Nochm. gesät: von 50 Samen 36 gek.; argill.-Indiv. **3.** *argillicola* × *R-biennis:* 90% gek.; 22 gelbweiße Säml. eingeg., 12 dil. · rub., 11 ang. · rub., teilw. 2jährig blüh. Nochm. gesät: 88% gek.; 22 dil. · rub., 22 ang. · rub., teilw. 2jährig blüh. **4.** *R-biennis* × *argillicola:* 70% gek.; 12 weiße rubra sterben, blühend 13 alb. · dil., 10 alb. · ang. Nochm. gesät: 94% gek.; 19 weiße rubra eingeg., blüh. 15 alb. · dil., 13 alb. · ang. **5.** *argillicola* × *cruciata*: 94% gek.; 47 flexa blüh., scheinbar einförmig. Nochm. gesät: 90% gek.; 17 Säml. eingeg., 270 aufgezogen, einförmig. **6.** *cruciata* × *argillicola:* 73% gek.; 2 Keiml. eingeg., blüh. 14 ping. · dil., 6 ping. · ang. Nochm. gesät: 74% gek.; 25 Säml. eingeg., blüh. 5 ping. · dil., 7 ping. · ang. **7.** *argillicola* × *Hookeri*, typisch 76% gek.; 30 Säml. sterben, davon 13 Kotyl. in der Testa, 17 gelb-weiße, Rest: 7 dil. · h/Hook., 1 ang. · h/Hook. Nochm. gesät: 38% gek.; alle gelb-weiß, gehen als Säml. zugrunde. **8.** *Hookeri* × *argillicola:* 46% gek.; 19 gelbe Säml. eingeg., 1 h/Hook. · dil., 3 h/Hook. · ang. Nochm. gesät: 68% gek.; 34 Keiml. eingeg., 1 h/Hook. · ang., 2jährig blüh. **9.** *argillicola* × *Hookeri*, kleinblütig: 20% gek.; sämtl. eingeg. **10.** *Hookeri*, kleinblütig × *argillicola:* 78% gek.; 36 Keiml. eingeg., 3 h/Hook. · dil. blüh. **11.** *argillicola* × *r-muricata:* 64% gek., 3 schmalbl., glänz., blaugrüne Pflänzchen, wohl angustata-Bast. eingeg., 29 blüh. dil. · curv. einförmig. Nochm. gesät: 44% gek.; 13 zum Teil blaugrüne Säml. eingeg., 10 blüh., in einem Typus, wohl dil. · curv. **12.** *r-muricata* × *argillicola:* 88% gek.; 6 gelbe Säml. eingeg.; 38 rigida, blüh., einförmig. Nochm. gesät: 76% gek.; 13 gelbe Säml. eingeg.; 25 rigida blüh., einförmig. Nochm. gesät:

82% gek.; 34 gelbe Säml. sterben, 164 rigida blüh., einförmig. **13.** *argillicola* × *r-Lamarckiana:* 88% gek.; 22 gelbe Säml. eingeg.; 7 dil. · vel., 5 dil. · gaud., 3 ang. · vel., 7 ang. · gaud., davon nur 3 velutidilatata blüh. Nochm. gesät: 64% gek.; 4 Säml. eingeg.; 6 dil. · vel., 5 dil. · gaud., 4 ang. · vel., 7 ang. · gaud. **14.** *r-Lamarckiana* × *argillicola:* 78% gek.; 14 Keiml. m. kleinen, gelben Kotyl. eingeg., wohl laeta, 25 vel. · dil., blüh. Nochm. gesät: 89% gek.; 35 gelbe Säml., wohl laeta, eingeg., 31 vel. · dil., 23 vel. · ang. **15.** *argillicola* × *suaveolens:* 60% gek.; 4 fleckige Keiml. eingeg., 10 dil. · flav., 4 ang. · flav., nur 2 flavidilatata blüh. Nochm. gesät: 58% gek.; 2 Säml. eingeg., 9 dil. · flav., 18 ang. · flav., teilw. blüh. **16.** *suaveolens* × *argillicola:* 20% gek.; 7 weiße Keiml. eingeg., 3 alb. · dil., blüh. Nochm. gesät: 68% gek.; 28 weiße Keiml. eingeg., 4 alb. · dil., 2 alb. · ang. **17.** *R sp-rubiflava* (mit *muricata*-Plasma) × *argillicola:* 100 Samen ausgelegt, keine gekeimt. **18.** *argillicola* × *R sp-rubiflava:* schlecht gekeimt, meist scheckig und kümmerlich.

F_2-Generationen.

I. b/albicans · dilatans aus biennis × argillicola.

19. *albidilatata*, selbst.: von 200 Samen 47 gek.; 28 in der Testa eingeg., 15 Schwächlinge sterben später, 4 Rosetten, albidilatata-Typus. Nochm. gesät: von 100 Samen 22 gek.; 17 Keiml. eingeg., 2 Rosetten, 3 albidilatata. Nochm. gesät: 24 Pfl., 5 gelbe Säml. eingeg. **20.** *albidilatata* × *argillicola:* von 200 Samen 23 gek.; 17 Keiml. eingeg., 4 argillicola-, 2 albiangustata-Rosetten. Nochm. gesät: von 100 Samen 11 gek.; 6 Keiml. eingeg., 3 albidilatata, versch. Blütengröße (Kronbl. 2,7:2,2 u. 4,1:3,1 cm), 2 albiangustata. **21.** *albidilatata* × *R-biennis:* von 100 Samen 11 gek.; 8 Keiml. sterben, 3 luxurierende biennis-Typen. Nochm. gesät: von 200 Samen 79 gek.; 59 eingeg. als Säml., 2 Schecken sterben später, nur biennis: 13 Ce, 5 ce, versch. Blütengröße (Kronbl. 2,6:2—3,2:2,5 cm), teilw. luxur. **22.** *albidilatata* × *r-muricata:* von 200 Samen 15 gek.; 8 Keiml., später 7 Schecken eingeg. Nochm. gesät: von 112 Samen 4 gek.; als Säml. eingeg. **23.** *argillicola* × *albidilatata*: von 200 Samen 36 gek.; 19 sterben als Keiml., typische argill.-Rosetten. Nochm. gesät: von 149 Samen 26 gek.; 7 Säml. eingeg., 4 bleiben Rosetten, 15 argillicola, versch. Blütengröße (Kronbl. 12 Pfl. 1:1 cm, 3 Pfl. 2:2 cm). **24.** *R-biennis* × *albidilatata:* von 100 Samen 26 gek.; 17 Keiml. teilw. in der Testa eingeg., 2 Schwächl. sterben später, sämtl. albidilatata. Nochm. gesät: von 100 Samen 17 gek.; 9 eingeg. als Keiml., 8 blüh. **25.** *r-muricata* × *albidilatata:* von 100 Samen 71 gek. u. zur Blüte gebracht, kräftige rigidilatata: 40 Ce (Kronbl. 1,3:1,3 cm), 31 ce (Kronbl. 0,9:1,1 cm).

II. s/albicans · dilatans aus suaveolens × argillicola.

26. *albidilatata*, selbst.: von 150 Samen 5 gek.; alle 5 Keiml. sterben. Nochm. gesät: von 100 Samen 8 gek.; 5 Säml. eingeg., 3 Rosetten vom F_1-Typus. **27.** *albidilatata* × *argillicola:* von 150 Samen 4 gek.; 2 Keiml. sterben, 1 albiangustata-Rosette, 1 albidilatata blüh. Nochm. gesät: von 100 Samen keine gek. **28.** *albidilatata* × *suaveolens:* von 150 Samen 1 gek.; als Keiml. zugrunde gegang. Nochm. gesät: von 100 Samen 1 gek.; 1 albiflava blüh. **29.** *argillicola* × *albidilatata:* von 100 Samen 50 gek.; 32 Säml. eingeg., argill.-Rosetten. **30.** *r-muricata* × *albidilatata:* von 100 Samen keine gek.

III. dilatans · curvans aus argillicola × r-muricata.

31. *curvidilatata*, selbst.: von 200 Samen 59 gek.; 20 Säml. eingeg., 18 curvidilatata, versch. Blütengröße (Kronbl. 1,1:1,—1,6:1,7 cm), 3 Zwerge: unverzw., blaugrün, 10 schmalblättrige unbehaarte Krüppel, 8 versch. Rosetten. **32.** *curvidilatata* × *argillicola:* von 100 Samen 15 gek.: 9 Keiml. eingeg., teilw. 1jährig blüh. **33.** *curvidilatata* × *r-muricata:* von 200 Samen 13 gek.; 5 als Keiml., 3 als blaugrüne Rosetten eingeg., 4 F_1-Typen, ein Krüppel mit sehr schmalen Blättern. Nochm. gesät: von 100 Samen 7 gek.; 1 F_1-Typus, 1 schmalblättriger Zwerg, 4 Rosetten. **34.** *argillicola* × *curvidilatata:* von 200 Samen 12 gek.; nur argillicola hochgezogen. Nochm. gesät: von 100 Samen 26 gek.; 19 Säml. eingeg., 7 argillicola-Rosetten. **35.** *R-biennis* × *curvidilatata:* von 100 Samen 27 gek.; 9 weiße Keiml. eingeg., 5 weiß-grün gescheckte Rosetten später, 13 blüh. albidilatata. Nochm. gesät: von 100 Samen 21 gek., 18 gescheckte Säml. eingeg., 3 albidilatata. **36.** *r-muricata* × *curvidilatata:* von 100 Samen 30 gek.: 12 muricata, 18 rigidilatata. Nochm. gesät: von 100 Samen 38 gek.: 14 muricata, 22 rigidilatata, 4 Rosetten.

IV. dilatans · flavens aus argillicola × suaveolens.

37. *flavidilatata*, selbst.: von 200 Samen 30 gek.; 17 gelbe Säml. sterben, 4 weißscheckige gehen später ein, 9 blüh., versch. Blütengröße (Kronbl. 1,5:1,8—2,2:2,6 cm). Nochm. gesät: von 100 Samen 11 gek.; 8 weiße u. gelbe Keiml. eingeg., 3 blüh. **38.** *flavidilatata* × *argillicola:* von 200 Samen 45 gek.; 14 Säml. eingeg., 10 schmalblättrige sterben später, 11 argillicola blüh., 8 argillicola-Rosetten. Nochm. gesät: von 100 Samen 15 gek.; 5 Keiml., 7 Schwächlinge eingeg., 3 kümmerliche Rosetten. **39.** *flavidilatata* × *suaveolens*: von 200 Samen 3 gek.; 3 Keiml. eingeg. Nochm. gesät: von 100 Samen keine gek. **40.** *argillicola* × *flavidilatata:* von 200 Samen 34 gek.; 15 gelbe u. weiße Säml. eingeg., 9 blüh. argillicola in 4 Formen teilw. mit defekten Kronen u. versch. Blütengröße (Kronbl. 1:1,1—2,6:2,9 cm), 3 flaviangustata-Krüppel, 7 argill.-Rosetten. Nochm. gesät: von 100 Samen 31 gek.; 11 Keiml. sterben, 4 typische argillicola versch. Blütengröße, 5 argill.-Rosetten, 4 kräftige flavidilatata, ferner eine Anzahl Zwerge, wohl flaviangustata. **41.** *suaveolens* × *flavidilatata*: von 200 Samen 31 gek.; 21 gelbe Keiml. sterben, 5 suaveolens: 3 Ce, 2 ce, 5 albidilatata: alle Ce, 1 M, 4 m, 1 Indiv. schmalblättrig, Kelch zottig behaart.

V. dilatans · flectens aus argillicola × cruciata.

42. *flexidilatata*, selbst.: von 100 Samen 44 gek.; 23 Säml. eingeg., 11 flexidilatata mit versch. Blütengröße (Kronbl. 1,1:1,3—1,7:2,2 cm), Blattbreite u. Kelchbehaarung, 6 schmalblättrige Krüppel, 4 Rosetten vom F_1-Typus. **43.** *flexidilatata* × *argillicola:* von 100 Samen 60 gek.; 12 Keiml. eingeg., nur Rosetten. **44.** *flexidilatata* × *R-biennis*: von 50 Samen 6 gek. und als Säml. eingeg. **45.** *flexidilatata* × *cruciata:* von 200 Samen 28 gek.; 20 Säml. eingeg., 3 Rosetten, 3 flexidilatata, 2 schmalbl., unbeh. Zwerge. **46.** *argillicola* × *flexidilatata:* von 200 Samen 19 gek.; 10 Keiml. eingeg., 9 schmalbl. Rosetten gehen später zugrunde. Nochm. gesät: von 100 Samen 5 gek., alle Säml. eingeg. **47.** *R-biennis* × *flexidilatata:* von 100 Samen 19 gek.; 14 Keiml. eingeg., 5 Pfl. blüh. **48.** *cruciata* × *flexidilatata:* von 100 Samen 50 gek.; 8 Säml. gehen zugrunde, 15 cruciata, 27 pictidilatata versch. Blütengröße (Kronbl. 1,4:1,4 bis 2,1:1,8 cm), Blattbreite u. Kelchbeh. Nochm. gesät: von 50 Samen 15 gek.; 10 Keiml. sterben, 1 cruciata, 4 pictidilatata.

VI. dilatans · gaudens aus argillicola × r-Lamarckiana.

49. *laetidilatata*, selbst.: von 200 Samen keine gek.

VII. pingens · dilatans aus cruciata × argillicola.

50. *pictidilatata*, selbst.: von 200 Samen 68 gek.; 40 Säml. eingeg., 11 F_1-Typen, versch. Blütengröße (Kronbl. maximal 3,2:2,9 cm), 17 Rosetten. **51.** *pictidilatata* × *argillicola:* von 200 Samen 61 gek.; 40 Säml. eingeg., 19 gescheckte pictidilatata, 2 pictiangustata. Nochm. gesät: von 40 Samen 6 gek.; 1 Keiml. stirbt; 2 blüh. pictidilatata, 3 argill.-Rosetten. **52.** *pictidilatata* × *cruciata:* von 200 Samen 48 gek.; 23 Keiml. gehen zugrunde, 6 cruciata, 19 Rosetten. Nochm. gesät: von 100 Samen 23 gek.; 10 Säml. eingeg., 11 cruciata, 2 Rosetten. **53.** *argillicola* × *pictidilatata:* von 200 Samen 12 gek.; 7 Säml. eingeg.; 5 Rosetten. Nochm. gesät: von 100 Samen 10 gek.; 4 Säml. eingeg., restl. Rosetten. **54.** *cruciata* × *pictidilatata:* von 100 Samen 10 gek.; 10 einförmige Pfl. Nochm. gesät: von 9 Samen 2 gek., 2 Rosetten.

VIII. rigens · dilatans aus r-muricata × argillicola.

55. *rigidilatata*, selbst.: von 100 Samen 50 gek.; 4 Säml. eingeg., 33 rigidilatata, blüh., 3 schmalbl. unbeh. Zwerge, 10 sehr schmalbl. Rosetten. **56.** *rigidilatata* × *argillicola:* von 200 Samen 81 gek.; 19 Keiml. eingeg., 27 rigidilatata, 21 gelb-scheckige rigiangustata, 6 argillicola, 4 argill.-Rosetten, 4 schmalbl. Krüppel. **57.** *rigidilatata* × *R-biennis:* von 100 Samen 73 gek.; 4 schwache Schecken sterben, 37 rubirigida: 13 m P ce, 24 M p Ce, versch. Blütengröße (Kronbl. 1,7:1,7—2,7:2,7 cm), 5 rubidilatata versch. Blattbreite, 4 blaugrünbl. unbeh. Zwerge, 11 schmalbl. Krüppel, 12 Rosetten. **58.** *rigidilatata* × *r-muricata:* von 42 Samen 27 gek.; 12 gelbe Keiml. eingeg., 15 muricata: 4 M R P Ce, 11 M M r p Ce Cu. **59.** *argillicola* × *rigidilatata:* von 100 Samen 51 gek.; 15 gelbe Säml. sterben, 24 Rosetten. Nochm. gesät: von 100 Samen 45 gek.; Rosetten. **60.** *r-muricata* × *rigidilatata:* von 100 Samen 67 gek.;

7 Säml. eingeg., 34 kräftig, 26 schwächer, schmalblättriger. Nochm. gesät: von 100 Samen 73 gek.; 5 Keiml. sterben, 35 kräftige, 21 schwächere Pfl., 11 m P ce, 1 P P mit stark rotstr. Kelch.

IX. dilatans·rubens. Sp-rubirigida spontan bestäubt; darunter ein Individuum, wohl rubens · dilatans durch Bestäubung mit argillicola-Pollen.

61. Diese *rubidilatata* (?) geselbstet: Von 100 Samen 54 gek.; 19 fleckige Säml. gehen ein. 13 stumpfkelchig, 7 spitzkelchig, zahlreiche Rosetten.

X. a. dilatans · velans aus argillicola × r-Lamarckiana.

62. *velutidilatata*, selbst. von 200 Samen 39 gek.; 14 als Keiml., 7 als kleine Pfl. eingeg., 9 „amphivelutina" r m P P ce, 8 Lam.-Typen, 1 Krüppel: schmalbl., m.

X. b. velans · dilatans aus r-Lamarckiana × argillicola.

63. *velutidilatata*, selbst.: von 100 Samen 34 gek.; 12 Säml. eingeg., 18 fleckige wie F_1, 1 Lam.-Typus, 3 m ce. Nochm. gesät: von 100 Samen 12 gek.; 8 Keiml. eingeg.; 3 „amphivelutina", 2 Lam.-Typen. Nochm. gesät: 11 gelbe Säml. eingeg., 15 m ce sattgrün, 15 M Ce hellgrün, 1 Abweicher — zwischen beiden Typen stehend, versch. Blütengröße (Kronbl. 3,9:4 u. 4,4,:4 cm). **64.** *velutidilatata × argillicola:* von 200 Samen 22 gek.; 13 Keiml. eingeg.; 5 velutidilatata wie F_1, 3 argill.-Rosetten, 1 Krüppel. **65.** *argillicola × velutidilatata:* von 200 Samen 30 gek.; 11 Keiml. eingeg., nur argill.-Rosetten. Nochm. gesät: von 50 Samen 7 gek.; 4 Säml. eingeg., 3 argillicola: 2 P, 1 p. **66.** *r-Lamarckiana × velutidilatata:* von 100 Samen 63 gek.; 12 gelbe Säml. sterben, 20 wie F_1 = velans · dilatans, 13 „amphivelutina" = velans · m P ce-dilatans, 4 Lam.-ähnliche Typen = gaudens · m P ce-dilatans, 9 gaudens · M P Ce-velans; bei sämtl. Bastarden versch. Blütengröße (Kronbl. 4,2:3,9—6:4,7 cm); 1 Semigigas = (gaudens + velans) · m P ce-dilatans, 2 schmalbl. Krüppel.

XI. b/albicans · angustans aus R-biennis × argillicola.

67. *albiangustata*, selbst.: von 200 Samen 52 gek.; 34 Keiml. eingeg., 8 kümmerliche Pfl. u. 10 sehr schmalbl. glänzende Rosetten sterben später. **68.** *albiangustata × argillicola:* von 200 Samen 3 gek.; 1 Keiml. eingeg., 2 kleine fleckige Rosetten. **69.** *albiangustata × R-biennis:* von 200 Samen 51 gek.; 41 Säml. eingeg., 3 Ce, 3 ce luxurierende biennis, 4 Rosetten. Nochm. gesät: von 200 Samen 38 gek.; 30 Keiml. eingeg.; 5 biennis-Rosetten, 3 rubiangustata-Rosetten. **70.** *albiangustata × r-muricata*: von 200 Samen 11 gek.; 10 Keiml. eingeg., 1 Krüppel. **71.** *argillicola × albiangustata:* von 200 Samen 9 gek.; 5 Säml. eingeg., 4 Rosetten. Nochm. gesät: von 85 Samen 29 gek.; 12 Keiml. eingeg., 17 argillicola, versch. Blattbreite u. Blütengröße (Kronbl. 1,2:1,5—2,8:3 cm). **72.** *R-biennis × albiangustata:* von 200 Samen 45 gek.; 24 Keiml. eingeg., 14 albiangustata: 6 Ce, 8 ce; versch. Blütengröße (Kronbl. 1,4:1,2 u. 2:1,4 cm); 3 schmalbl. Krüppel, 4 Rosetten. **73.** *r-muricata × albiangustata:* von 100 Samen 50 gek.; 16 Säml. eingeg., rigiangustata: 11 Pfl. mit dicht behaartem Kelch, 23 feinbehaarte Schecken.

XII. angustans · flavens aus argillicola × suaveolens.

74. *argillicola × flaviangustata:* von 200 Samen 39 gek.; 32 Säml. eingeg., 2 gescheckte flavidilatata, versch. Blattbreite und Blütengröße, 1 flaviangustata, 4 argill.-Rosetten. **75.** *r-muricata × flaviangustata:* von 25 Samen 10 gek.; 1 Keiml. eingeg., 2 flavirigida, 4 rigiangustata versch. Blütengröße (Kronbl. 1,6:1,6—3,4:3,1 cm), Blattbreite u. Kelchbeh.: 2 m Ce, 1 M ce, 1 m ce, 3 schwache schmalbl. Rosetten.

XIII. pingens · angustans aus cruciata × argillicola.

76. *pictiangustata*, selbst.: von 200 Samen keine gek. Nochm. gesät: von 50 Samen keine gek. **77.** *pictiangustata × argillicola:* von 200 Samen 15 gek.; 13 Säml. sterben, 2 argill.-Rosetten. Nochm. gesät: von 100 Samen 7 gek.; 1 Keiml. eingeg., 5 pictidilatata bleiben Rosetten, 1 argillicola blüh. **78.** *pictiangustata × cruciata:* von 200 Samen 25 gek.; 18 Keiml. eingeg., 5 cruciata, 1 flexa, 1 schmalbl. Rosette. Nochm. gesät: von 30 Samen 6 gek.; nur cruc.-Rosetten. **79.** *argillicola × pictiangustata:* von 200 Samen 78 gek.; 12 Keiml. eingeg., 66 argill.-Rosetten. Nochm. gesät: von 100 Samen 9 gek.; nur Rosetten. **80.** *cruciata × pictiangustata:* von 200 Samen 38 gek.; 19 Säml. gehen ein, 19 blüh. pictiangustata mit versch. Blütengröße (Kronbl. 1,7:

1,5—2:1,9 cm) u. Blattbreite. Nochm. gesät: von 50 Samen 11 gek.; 6 Säml. sterben, 3 blüh., einförmig, 2 Rosetten.

81. *b/albidilatata × b/albiangustata:* von 200 Samen 39 gek.; 27 Säml. eingeg., 7 blaugrüne Pfl. sterben, 5 albiangustata, sehr schmalbl. Rosetten. Nochm. gesät: von 100 Samen 2 gek. u. als Keiml. eingeg. **82.** *b/albiangustata × b/albidilatata:* von 200 Samen 35 gek.; 21 Säml. eingeg., 16 breitbl. Rosetten. Nochm. gesät: von 175 Samen 22 gek.; 7 Säml. eingeg., 6 albidilatata: 2 m, 4 M, versch. Laubfarbe u. Blattbreite, 4 argill.-ähnliche Typen, versch. Kelchpigmentierung u. Blütengrößen (Kronbl. 1,2:1,3—3,9:3,8 cm), 5 sehr schmalbl. glänzende Rosetten. **83.** *pictidilatata × pictiangustata:* von 200 Samen 42 gek.; 26 Säml. eingeg., 16 Rosetten, größtenteils pictiangustata. Nochm. gesät: von 100 Samen 13 gek.; 4 Säml. eingeg., 3 argill.-ähnliche Formen: 8 versch. Typen, 1 sehr schmalbl. Rosette. **84.** *pictiangustata × pictidilatata:* von 200 Samen 47 gek.; 11 Säml. eingeg., 36 argill.-Typen, bleiben Rosetten. Nochm. gesät: von 100 Samen 39 gek.; 6 Säml. eingeg., 7 pictidilatata blüh., 17 argill.-Rosetten, 9 argill.-ähnliche Individuen, keine typisch, 1jährig blüh.

Zusammenfassung.

Oenothera argillicola ist eine isogam-*heterozygotische* Art. Ihre beiden einander sehr ähnlichen Komplexe *dilatans* und *angustans* stehen dem Komplex *flectens* der *O. cruciata* sehr nahe.

Nach den Scheckungserscheinungen zu urteilen, unterscheiden sich die Plastiden der *O. argillicola* deutlich von denen der *O. biennis, cruciata, Hookeri, Lamarckiana, muricata, suaveolens.*

Die Art besitzt sehr guten Pollen. Bei der E. S.-Entwicklung findet Konkurrenz der I. und IV. Gone statt, dabei kommt es nicht selten zur Ausbildung zweier fertiger Embryosäcke.

In der Art sterben die *dilatans*-Homozygoten als große, kopfförmige Embryonen, die *angustans*-Homozygoten auf ein- oder wenigzelligem Stadium. In Kreuzungen entwickeln sie sich verschieden weit, gehen aber auch stets zugrunde.

O. argillicola bildet ungefähr gleich viel *angustans*- und *dilatans*-Eizellen.

Dilatans tauscht mit *albicans* Ce (cernua, nickend) und Pil, mit *rubens* vielleicht Sp, mit *flavens* M und Ce frei, b mit Pil gekoppelt, mit *velans* und *rigens* M p Ce gekoppelt gegen m P ce.

Angustans tauscht mit *albicans* Ce, mit *flavens* M, Ce und b unabhängig voneinander, mit *pingens* einen Blattbreitefaktor.

Die Verbindungen beider Komplexe spalten sehr auffällig nach der Blütengröße.

O. argillicola bildet in der Reduktionsteilung 5 Paare und einen Viererring — zum ersten Male wird dies bei einer spontanen komplexheterozygotischen Art festgestellt.

Die Chromosomenformeln lauten (mit Vorbehalt):

für *dilatans*: 1·4 2·3 5·6 7·9 8·10 11·12 13·14,
für *angustans*: 1·4 2·3 5·6 7·8 9·10 11·12 13·14.

Fig. 1. *O. argillicola* zu Beginn der Blüte.

Fig. 2. *O. argillicola* auf der Höhe der Blütezeit.

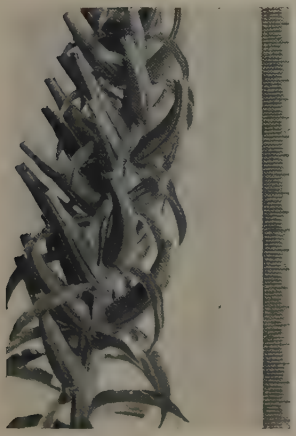


Fig. 3. *O. argillicola.* Früchte.

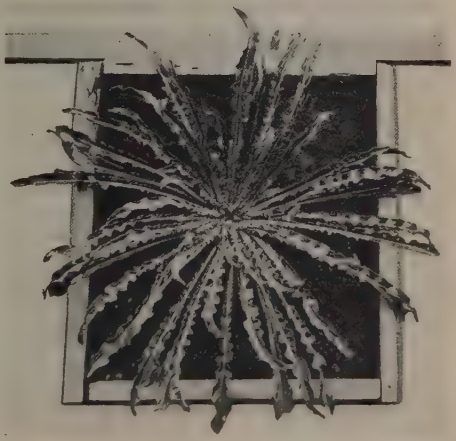


Fig. 4. *O. argillicola.* 2jährige Rosette.

Fig. 5. *O. albicans · dilatans* aus *R-biennis × arg.*, F_1.

Fig. 6. *O. albicans · angustans* aus *R-biennis × arg.*, F_1.

Fig. 7. *O. albicans · dilatans* aus *biennis × arg.*, F_1, 1jährige Rosette.

Fig. 8. *O. albicans · angustans* aus *biennis × arg.*, F_1, 1jährige Rosette.

Fig. 9. *O. albidilatata* (links) u. *albiangustata* (rechts) aus *suaveolens* × *arg.*, F_1.

Fig. 10. *O. velans · dilatans* aus *Lamarckiana* × *arg.*, F_1.

Fig. 11. *O. velans · dilatans* aus *Lamarckiana* × *arg.*, F_1, 1jährige Rosette.

Fig. 12. *O. velans · angustans* aus *Lamarckiana* × *arg.*, F_1, 1jährige Rosette.

Fig. 13. *O. dilatans · curvans*, stark nickend, aus *arg.* × *muricata*, F_1.

Fig. 14. *O. rigens · dilatans*, deutlich nickend, aus *muricata* × *arg.*, F_1.

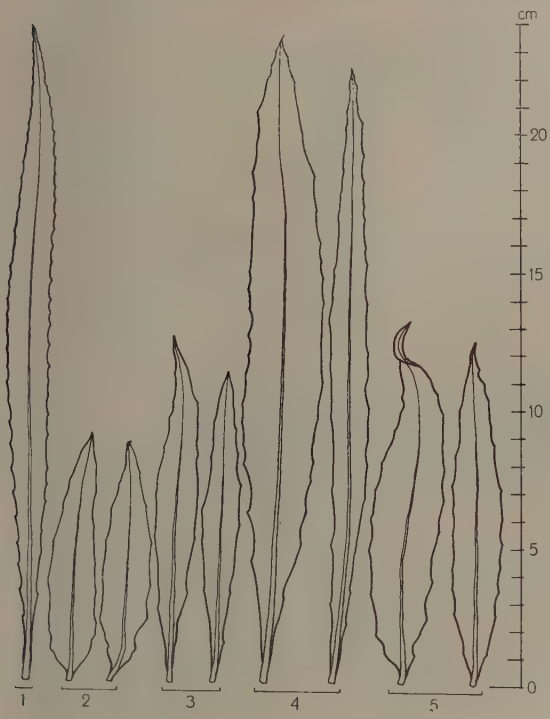
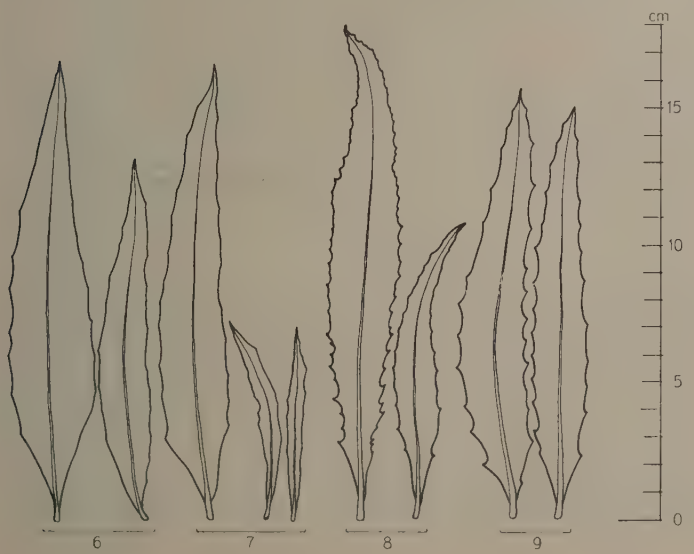


Fig. 15. 1—3. *O. argillicola*: 1 Rosettenblatt; 2 Brakteen; 3 Stengelblätter: 4 u. 5 Stengelblätter von F_1-Bastarden: 4 *albidilatata* und *albiangustata* aus *biennis* × *argillicola*, luxurierend; 5 *albidilatata* und *albiangustata* aus *suaveolens* × *argillicola*.

Fig. 16. 6—9 Stengelblätter von F_1-Bastarden. 6 *velutidilatata* u. *velutiangustata* aus *Lamarckiana* × *argillicola*; 7 *velutidilatata* u. *velutiangustata* aus *argillicola* × *Lamarckiana*; 8 *pictidilatata* u. *pictiangustata* aus *cruciata* × *argillicola*; 9 *rigidilatata* u. *rigiangustata* (?) aus *muricata* × *argillicola*.



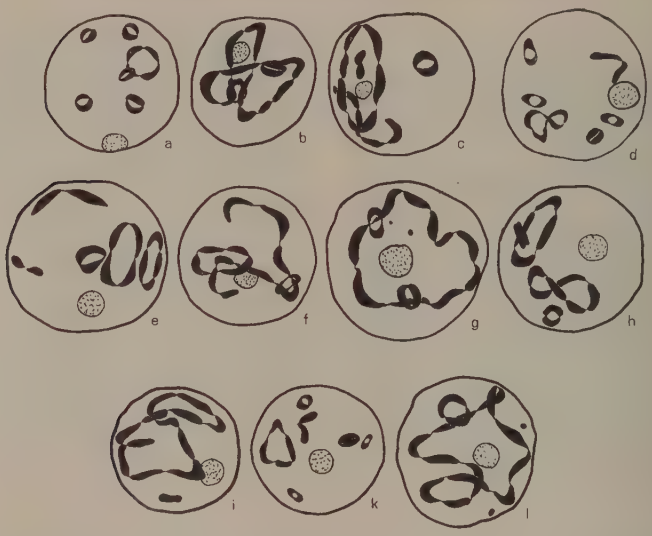


Fig. 17. Diakinesen aus Pollenmutterzellen: a *argillicola* (1×4, 5×2); b *b/albidilatata* (1×10, 2×2); c *curvidilatata* (1×6, 1×4, 2×2); d *flavidilatata* (1×4, 5×2); e *Hookeri-dilatata*, kleinblütig (2×4, 3×2); f *rigida* (1×8, 1×4, 1×2); g *rubidilatata* (1×10, 2×2); h *velutidilatata* (1×6, 1×4, 2×2); i *b/albiangustata* (1×12, 1×2); k *Hookeri-angustata* (1×4, 5×2); l *rubiangustata* (1×12, 1×2).

Meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. O. Renner, der die Anregung zu dieser Arbeit gab sowie Land und Samen zur Verfügung stellte, danke ich herzlichst für die freundliche Unterstützung und Förderung meiner Arbeit.

Literatur.

Bartlett, H. H., Twelve elementary species of Onagra. Cybele Columbiana **1** (1914).
Boedijn, K., Die systematische Gruppierung der Arten von *Oenothera*. Z. Abstammungslehre **32** (1924).
Cleland, R. E., Further data bearing upon circle-formation in *Oenothera*, its cause and its genetical effect. Genetics **17** (1932).
— — Predictions as to chromosome configuration, as evidence for segmental interchange in *Oenothera*. Amer. Nat. **67** (1933).
Davis, B. M., Some attempts to obtain haploids from *Oenothera Lamarckiana*. Amer. Nat. **45** (1931).
MacDougal, D. T., Vail, Shull and Small, Mutants and hybrids of the Oenotheras. Carnegie Inst. Publ. Nr. 24 (1905).
Mackenzie, Kenneth, K., Notes on Evening Primroses. Torreya **4** (1904).
Renner, O., Untersuchungen über die faktorielle Konstitution einiger komplex-heterozygotischer Oenotheren. Biblioth. Gen. **9** (1925).
— — Artbastarde bei Pflanzen. Handb. d. Vererbungswiss. **2**. Berlin 1929.
— — Zur Kenntnis der Letalfaktoren und des Koppelungswechsels der Oenotheren. Flora **27** (1933).
Stomps, Theo J., Über parthenogenetische Oenotheren. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. **48** (1929).
— — Über Parthenogenesis infolge Fremdbestäubung bei *Oenothera*. Z. Abstammungslehre **54** (1930).
Vries, H. de, Gute, harte und leere Samen. Z. Abstammungslehre **16** (1916).
Weitere Literatur bei Renner 1925, 1929, 1933; bei Cleland 1932.

Über den anatomischen Bau des Endosperms im Weizenkorn.

Von **W. G. Alexandrov** und **O. G. Alexandrova.**
Mit 9 Abbildungen im Text.
(Aus dem Institut für angewandte Botanik in Leningrad.)

Im Weizenendosperm werden zwei wichtigste Komponenten abgelagert: die Stärke und das Eiweiß, wobei letzteres gewöhnlich als Kleber bezeichnet wird. Die Stärke und der Kleber sind untrennbar miteinander verbunden: sie bilden die Grundkomponenten eines Systems, das durch den lebenden Zellinhalt des Endospermgewebes repräsentiert wird.

Die Stärke im Endosperm des Weizens ist vom morphologischen Standpunkt aus besser als der Kleber erforscht, aber doch in noch weit ungenügendem Maße. Bisher wurden gewöhnlich bei mikroskopischen Studien die Eigenschaften des Stärkekorns losgetrennt von der ihn umgebenden Eiweißkomponente bestimmt.

Das Stärkekorn des Weizenendosperms stellt ein sehr zartes Gebilde dar. Dafür sprechen seine leichte Quellbarkeit, die raschen morphologischen Änderungen nach Einwirkung verschiedener Chemikalien, die schwache Resistenz gegen Einwirkung spezifischer Enzyme u. a. m. Bekanntlich ist die Weizenstärke eine der zartesten und verkleistert sehr leicht. Trotzdem aber berücksichtigen die üblichen Methoden zur Untersuchung von Stärkekörnern diese Zartheit und die Labilität der Struktur nicht.

I. Methodik.

Bei unseren Untersuchungen über den anatomischen Bau des Weizens richteten wir vor allem unser Augenmerk auf das Studium der Eigenheiten des Endosperms. Bei der Ausarbeitung der Versuchsmethodik beachteten wir insbesondere die Umstände, die unserer Meinung nach das Erhalten solcher Ergebnisse bedingen mußten, welche am meisten dem normalen Zustand der Endospermstruktur entsprächen.

Zunächst wollen wir auf die Vorbehandlung unseres Versuchsmaterials eingehen. Unsere Aufgabe bestand im Studium der Eigen-

heiten im Bau des Endospermgewebes vom Weizen in möglichst natürlichen Verhältnissen. Die übliche Methodik, die an die sog. zytologische erinnert und mit der Anwendung von starken Fixiermitteln und Alkohol von verschiedener Stärke verbunden ist, erschien für unsere Zwecke von vornherein als unbrauchbar. Die Stärke büßt unter der Einwirkung sowohl von Alkohol wie von Xylol sehr leicht ihren natürlichen Zustand ein, zudem ist das Gliadin, das eines der Glieder der Eiweißgruppe des Klebers darstellt, sehr leicht in Alkohol löslich. Zur Lösung des Gliadins ist zwar Alkohol von ganz bestimmter Konzentration erforderlich, doch ist beim Durchtränken des Weizenendosperms sogar mit reinem Alkohol, wenn auch nur für eine kurze Zeit, die Bildung einer solchen Konzentration möglich, die den Kleber denaturiert.

Große Vorsicht ist auch in bezug auf die Anwendung des gewöhnlich geübten Einweichens der Weizenkörner vor der Untersuchung geboten, die die Erlangung einer zur Herstellung von mikroskopischen Schnitten bequemen Konsistenz zum Zweck hat. Beim Einweichen von Weizenkörnern in Wasser beginnen im Endosperm, besonders in der Nähe des Embryos, Prozesse, die der Keimung des Korns vorausgehen. Es treten Anzeichen einer Quellung und Lösung der Stärkekörner und Änderungen in der Kleberstruktur auf.

Am besten ist es die Anfertigung von Schnitten durch das Weizenkorn ohne vorherige Behandlung des letzteren vorzunehmen. Die Konsistenz des Weizenkorns, sogar eines besonders glasigen, ist nicht so hart, daß man von ihm keinen zur mikroskopischen Untersuchung tauglichen Schnitt anfertigen könnte. Um gute Schnitte zu erhalten, muß das Korn zwischen zwei gut ausgekochte Korkplättchen eingeklemmt werden.

Es entsteht nun die Frage nach der Flüssigkeit, in der die Schnitte zur Untersuchung montiert werden. Wir wählten irgendeine Weizenform für unsere Untersuchung, z. B. *Triticum vulgare* var. *albidum* Al., Zucht der Saratover Versuchsstation N 0721. Das Korn ist gut entwickelt, ausgefüllt, rein mehlig ohne irgendwelche Zwischenschichten von glasiger Struktur im Endosperm. Wir wählten absichtlich ein Korn mit deutlich ausgeprägter und tadelloser mehliger Struktur des Endosperms, denn wir hofften damit einen bestimmten Stärkekorntyp in seinem Verhältnis zu einer morphologisch bestimmten Kleberindividualität zu erhalten.

Die Struktur des Endospermgewebes ist an verschiedenen Stellen dieses Organs nicht dieselbe. Zur Klärung der Frage nach dem Verhalten von Stärke und Kleber zu den verschiedenen Flüssigkeiten, in denen

die Untersuchung der Schnitte möglich wäre, fertigten wir die Schnitte stets aus ein und demselben Gebiet des Endosperms an und zwar aus der Mitte eines der Lobi des Weizenkorns.

Beginnen wir zunächst mit der Wiedergabe der Versuche mit destilliertem Wasser. In den Präparaten, die in destilliertem Wasser hergestellt wurden, begannen unmittelbar nach ihrer Herstellung Prozesse, die die ursprüngliche Struktur des Endospermgewebes änderten. Der Kleber quillt sehr stark und lagert sich auf verschiedene Weise zwischen den Stärkekörnern ein. In einigen Fällen liegt der Kleber dann in dichten Klumpen zwischen den Stärkekörnern. In anderen Fällen wieder sind die Stärkekörner von einem fadenziehenden zähen Netzwerk umflochten, manchmal aber zieht sich der Kleber zwischen den einzelnen Stärkekörnern in Form dünner Fäden ein, die sich auf verschiedene Weise in verschiedener Richtung verflechten. Die Stärkekörner quellen ebenfalls merklich und traten manchmal gruppenweise, manchmal aber auseinandergerückt, vereinzelt auf. Man erhält auf diese Weise ein Bild völliger Disharmonie in der Struktur des Endospermgewebes. Diese Umstände werden noch dadurch kompliziert, daß diese ganze chaotische Masse verhältnismäßig lange Zeit noch nicht zur Ruhe kommt. Einzelne Kleberbezirke, die mehr oder weniger tief in der Gewebsmasse eingelagert sind, fahren fort bald dort, bald hier zu quellen. Die Stärkekörner verändern ihre gegenseitige Lage. Das Bild ändert sich fortwährend ganz merklich. Somit ist das destillierte Wasser zum Studium der Struktur des Endospermgewebes nicht tauglich.

Wenden wir uns nun anderen Medien — den Salzlösungen zu.

Für unsere Untersuchungen suchten wir nach einer passenden, balanzierten Lösung und wählten die im Botanischen Institut zu Leipzig angewendete, von Ullrich (1924) in seiner Arbeit empfohlene Lösung.

Ein Schnitt durch das Weizenendosperm, in einen Tropfen der genannten Lösung gebracht, unterscheidet sich in bezug auf den Zustand des Zellinhalts sehr scharf von einem in destilliertem Wasser angefertigten.

In dieser Salzlösung bildet der Kleber überhaupt nicht die charakteristischen Fäden, wie es im Wasser der Fall ist. Im Gegenteil schrumpft der Kleber zu grobkörnigen Klümpchen zusammen, die manchmal kleine Stärkekörnchen in sich einschließen. Die größeren Stärkekörner sind dabei weniger mit dem Kleber verbunden und runden sich ab, indem sie durch Quellung ihr Volumen vergrößern.

Durch die Salzlösung wird augenscheinlich der normale Zustand im Zellinhalt des Endosperms vom weichen Weizen gestört. — Alkohol

kommt überhaupt nicht in Frage, da sich einige Klebereiweiße in Alkohol gut lösen. Ebensowenig kann Glyzerin angewandt werden, da dieses nicht nur in weitem Maße die Morphologie des ursprünglichen Kleberzustands ändert, sondern auch noch die Schrumpfung und Deformierung der Stärkekörner bewirkt; besonders ist das bei hohen Glyzerinkonzentrationen der Fall.

In Paraffinöl ändern die Stärkekörner des Weizenendosperms vermutlich ihren ursprünglichen Zustand nicht. Es richten sich bloß die aus dem Zellumen herausgefallenen größeren Stärkekörner auseinander und verwandeln ihre ovale Form in eine abgerundete; der Kleber ist aber bei Einbettung der Schnitte in Paraffinöl unter dem Mikroskop fast gar nicht zu erkennen. Folglich muß man nach solchen Flüssigkeiten zur Einbettung von Weizenendospermschnitten suchen, in der einerseits die Stärkekörner sich nicht besonders stark ändern und andererseits der Kleber durch gewöhnliche Beobachtung unter dem Mikroskop der Untersuchung zugänglich ist. Eine solche Flüssigkeit, die ziemlich normal für stärke- und eiweißführende ölfreie Zellen sein muß, glaubten wir in einer Saccharose- oder Glukoselösung zu finden.

Die Gründe für eine solche Wahl leuchten wohl ein. Die Zucker, und zwar Saccharose und Glukose, stellen die Ausgangsprodukte zur Bildung der Stärkemoleküls dar. Ullrich (1924) bediente sich bei seinen Untersuchungen über die Eiweißanhäufung in den Plastiden neben den Salzlösungen auch noch einer 5%igen Saccharoselösung. Mit einer ähnlichen Lösung arbeitete auch Lampe (1931) bei seinen Untersuchungen über die Stärkeanhäufung in den Endospermzellen vom Mais. Wir wählten somit für unsere Versuche eine 5%ige Lösung von Glukose in destilliertem Wasser. Die Präparate wurden jedesmal in frisch hergestellter Lösung untersucht.

II. Große und kleine Stärkekörner.

Auf der Fig. 1 ist eine Zelle aus dem Endosperm des Weizens *var. albidum* in 5%iger Glukoselösung wiedergegeben. Alle Komponenten des Zellinhalts sind gut zu sehen und können ohne Schwierigkeiten zeichnerisch dargestellt werden. Große Stärkekörner sind allseitig von kleineren Stärkekörnern umgeben, wobei letztere in ihrer überwiegenden Mehrzahl gut begrenzte Umrisse aufweisen.

Der Kleber ist genügend deutlich in denjenigen Bezirken der Zellumina zu sehen, die nicht von Stärkekörnern besetzt sind. Auf der Abbildung ist der Kleber punktiert wiedergegeben.

Zunächst wollen wir bei den kleinen Stärkekörnern verweilen. Beim Literaturstudium gewinnt man den Eindruck, daß dieser Kategorie von Stärkekörnern bisher nur sehr wenig Aufmerksamkeit zugewandt wurde, sie sind als wichtige Komponenten im Aufbau des Endosperms einer eingehenden Untersuchung wert. Die Exaktheit der Beobachtungen litt zudem auch noch unter dem Fehlen einer geeigneten Methode. Nägeli (1858) weist in seiner Morphologie der Stärkekörner von Weizensamen (*Triticum turgidum* Lin.), und zwar aus dem Endosperm des frischen Korns, darauf hin, daß die Stärkekörner dieser Pflanzen von abgerundeter, ovaler und unregelmäßiger Form sein können (S. 418). Bei der Charakterisierung des Endosperms (Albumen) der Gruppe *Hordeaceae* (S. 470) weist er ferner darauf hin, daß große Mengen kleiner Stärkekörner zwischen den großen Stärkekörnern verstreut sind, insbesondere im inneren Gewebe des Endosperms. Diese kleinen Stärkekörner sind von rundlicher, abgerundet-eckiger oder sogar von fast vielkantiger Form, meist mehr oder weniger zusammengedrückt. — Besonders sorgfältig ist die Morphologie der Stärkekörner im Weizenendosperm von Tschirch und Oesterle (1900, S. 184 u. 221) beschrieben worden. Nach diesen Forschern sind die Stärkekörner in zwei Formen, als kleine und große Körner, anwesend. Zwischenformen fehlen fast vollständig. Es erscheint uns sehr wesentlich diese Tatsache des Fehlens von Zwischenformen zu unterstreichen, da sie unserer Meinung nach für das Verständnis der Vielgestaltigkeit der Morphologie des Endospermgewebes von Wichtigkeit ist. Percival (1921) weist ebenfalls mit Bestimmtheit darauf hin, daß neben den großen Stärkekörnern noch kleinere scharf von diesen unterscheidbare Stärkekörner im Endospermgewebe des Weizens vorhanden sind.

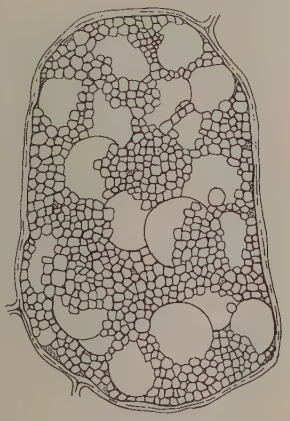


Fig. 1. Zelle des Endosperms von *Tr. vulgare var. albidum* Al. aus dem mittleren Teil des Korns in 5%iger Glukoselösung. Zwei Typen von Stärkekörnern. Große abgerundete und kleine fazettierte Type einer Zelle aus dem Stärkegewebe.

Man kann also mit voller Gewißheit behaupten, daß im Weizenendosperm zwei verschiedene Typen von Stärkekörnern, große und kleinere, vorhanden sind, wobei die Dimensionsunterschiede auch von Formunterschieden begleitet werden. Die großen Stärkekörner sind meistens elliptisch oder oval-abgerundet, seltener kreisrund begrenzt

und niemals eckig oder vielkantig (fazettiert). Die kleinen Stärkekörner dagegen sind sehr oft fazettiert, nicht selten auch abgerundet-oval, elliptisch und manchmal sogar spindelförmig.

Es liegt somit der Gedanke nahe, daß ein solch scharf ausgeprägter Unterschied in der Morphologie der Stärkekörner als Folge einiger Eigenheiten in der Entstehungsgeschichte der einzelnen Stärkekörnertypen im Weizenendosperm aufzufassen ist.

Die großen Stärkekörner sind fraglos aus Plastiden von normalen Dimensionen entstanden. Die kleinen Stärkekörner sind wohl von Stärkebildnern anderer Kategorien abzuleiten, die sich von den normalen Leukoplasten unterscheiden.

Nach den Untersuchungen von Guilliermond (1933) stellen nicht selten die Leukoplasten Körper von sehr unbedeutenden Dimensionen dar, mit einem Durchmesser von 1 μ an. Solche Leukoplasten sind sowohl in morphologischer Hinsicht sowie in ihren histochemischen Eigenschaften noch den Chondriosomen ähnlich. Sehr oft ähneln sie dank ihrem gebogenem und langgezogenem Aussehen den Chondriokonten; seltener aber besitzen sie Körner- oder Stäbchenform (S. 553). Die Chondriosomen und die Plastiden, die die kleinen Stärkekörner bilden, unterscheiden sich augenscheinlich nur durch ihre Dimensionen. Man kann darum die kleinen Stärkekörner zum Unterschied von den großen als Stärke von chondriosomaler Herkunft, oder einfach als Chondriosomstärke betrachten. Die großen Stärkekörner sind von Plastidenherkunft — Plastidenstärke. Nach den Auffassungen von Guilliermond u. a. sind alle Plastiden von chondriosomaler Herkunft. Der Bildung von großen Stärkekörnern geht das Stadium des Auswachsens von Chondriosomen zu Plastiden voraus, während vor der Bildung der kleinen Stärkekörner keine Volumenvergrößerung des Stärkebildners stattfindet. Hierin besteht der Hauptunterschied.

Die Einteilung der Stärkekörner des Weizenendosperms in zwei Kategorien, in Plastidenstärkekörner und in Chondriosomstärkekörner, ist unserer Meinung nach durchaus rationell und hat eine große Bedeutung für die Erkenntnis einiger Eigenheiten in der Endospermstruktur. So kann man durch das Gegenüberstellen der Verhältnisse zwischen Plastiden- und Chondriosomstärke die Strukturmerkmale festhalten, die für die Eigenheiten der mehligen und der glasigen Struktur des Endospermgewebes charakteristisch sind.

Die kleinen und großen Stärkekörner stehen miteinander in enger Beziehung. Da die kleinen Körner allseitig die größeren umschließen, so wird in ihrem ungestörten System, im Zellumen, eine Reihe von Eigen-

schaften, die den großen Körnern zukommt, durch die Anwesenheit der kleinen Körner maskiert. Die Quellfähigkeit der großen Stärkekörner z. B. kommt nicht voll zum Ausdruck, wenn sie von kleinen Stärkekörnern umgeben sind. Beim mikroskopischen Studium überzeugt man sich, daß bloß diejenigen Stärkekörner sich durch augenfällig große Dimensionen auszeichnen, die nicht nur aus dem Zellinneren herausgefallen sind, sondern auch noch von kleinen Stärkekörnern frei sind.

III. Der Kleber.

In das System der großen und kleinen Stärkekörner flechten sich auch noch Zwischenschichten von Kleber ein, die sich in bezug auf ihre Wasserabsorptionsfähigkeit von der Stärke unterscheiden, was sich auf die Quellung und das sonstige Verhalten der beiden Stärkegruppen gegen Wasser auswirken muß. Folglich stellt der gesamte Zellinhalt des Endospermgewebes vom Weizenkorn ein ziemlich kompliziertes zusammenwirkendes System dar. Bei der Zergliederung dieses Systems kann jede Komponente desselben ihre spezifischen Eigenschaften deutlicher zum Ausdruck kommen lassen, während sie im ungestörten System durch das Zusammenwirken der Komponenten darin gehindert werden: die Stärkekörner quellen stark und stehen am Beginn des Zerfließens, der Kleber quillt ebenfalls stark und gewinnt die Fähigkeit sich in Fäden zu ziehen.

Auf die Tatsache, daß die Stärkekörner beim Herausfallen aus dem Zellumen merklich quellen, machten wir bereits bei unseren Untersuchungen über die Kotyledonen der Erbse aufmerksam (1935 im Druck).

Um eine genauere Vorstellung über den Aufbau des Weizenendosperms zu erhalten, darf man sich nicht mit dem Studium bloß irgendeines einzigen Bezirks desselben Kornes begnügen. Es ist allgemein seit längerer Zeit bekannt, daß die äußeren Schichten des Endosperms hinsichtlich mehrere Eigenschaften sich sehr wesentlich von den inneren Schichten unterscheiden. Die quantitativen Untersuchungen von Henry (1934) zeigten, daß im Weizenkorn die kleinsten Stärkekörner unmittelbar unter der Deckschicht vorkommen, und nach Maßgabe der Entfernung von der Deckschicht Stärkekörner von immer größeren Dimensionen auftreten; die maximale Größe erreichen sie in unmittelbarer Nachbarschaft mit dem Furchenboden des Samenkorns. Es ist fraglos, daß ein topographisches Studium der Endospermstruktur in gewissen Fällen unumgänglich notwendig wird.

Wir führten eine solche topographische Untersuchung des Endosperms von *Triticum vulgare var. albidum* Al. aus und geben hierfür zwei Beispiele.

Auf der Fig. 2 ist ein Fragment eines Querschnitts durch das Endosperm von der Bauchseite aus abgebildet; man sieht einen Bezirk aus einem der Lobi. In den Endospermzellen, die in unmittelbarer Nähe der Aleuronschicht gelegen sind, findet man überhaupt etwas weniger Stärke als in den Zellen tiefergelegener Gewebsschichten. Am Apex des Samenkorns sind in den peripherischen Schichten des Endospermgewebes verhältnismäßig sehr wenig Stärkekörner vorhanden. In manchen Zellen findet man manchmal nicht mehr als 10 Stärkekörner. Die Konsistenz und Feinstruktur des Eiweißes in den peripherischen Zellen des Endospermgewebes unterscheidet sich von den Eigenschaften des Eiweißes tiefergelegener Schichten. Ersteres Eiweiß nimmt sogar nach 2—3stündigem Aufenthalt in Glukoselösung keine fadenziehende Struktur an, was dagegen für den typischen Weizenkleber charakteristisch ist. Wir nennen ein solches nicht fadenziehendes Eiweiß elastisch, dagegen das typische Klebereiweiß — dehnbar. Bei Untersuchungen, die mit gewöhnlichen Mikroskopen ohne Anwendung irgendwelcher Chemikalien ausgeführt werden, findet man keine Unterschiede des elastischen und dehnbaren Eiweißes. Bei Anwendung von Jodlösung (J+KJ) tritt jedoch ein sehr merkbarer Unterschied zwischen diesen beiden Eiweißen zutage. Das elastische Eiweiß gibt mit Jod sehr rasch eine charakteristische Gelbfärbung, das dehnbare Eiweiß dagegen färbt sich viel langsamer und weniger intensiv.

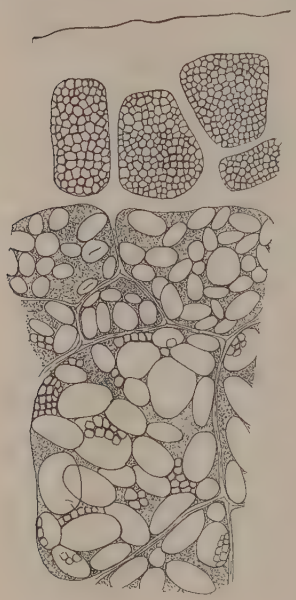


Fig. 2. Fragment aus den peripherischen Schichten des Endosperms. Querschnitt durch das Korn von *var. albidum*. Bauchseite. In den an die Aleuronschicht angrenzenden Zellen sind keine kleinen (Chondriosom-) Stärkekörner vorhanden. Beispiel eines glasigen Gewebes.

Am charakteristischsten für das elastische Eiweiß ist jedoch die mit ihm verbundene Morphologie der Stärkekörner. In Zellen, die mit elastischem Eiweiß gefüllt sind, findet man nie solch große Stärkekörner, wie in den Zellen mit dehnbarem Eiweiß. Dabei sind die Stärkekörner in Zellen mit elastischem Eiweiß von verhältnismäßig gleichmäßiger Größe, d. h. es besteht kein so krasser Unterschied zwischen den Körnern großer und kleiner Dimensionen. In den Zellen mit dehnbarem Eiweiß dagegen

tritt ein solcher Unterschied deutlich zutage. In Zellen mit elastischem Eiweiß findet man oft keine solch eigenartig fazettierten kleinen Stärkekörner, auf die wir bei der Besprechung der Fig. 1 hinwiesen. Diese Tatsachen scheinen unsere Annahme, daß Stärke und Eiweiß in den Zellen des Endospermgewebes vom Weizen ein innig verkettetes System darstellen, zu bekräftigen. Die Morphologie und die Eigenschaften des Eiweißes bedingen die Morphologie und die Eigenschaften der Stärkekörner.

In den tiefergelegenen Schichten des Endospermgewebes erscheinen die Zellen in radialer Richtung mehr langgezogen und es tritt in ihnen die feine Chondriosomstärke mit der für die Weizenstärke charakteristischen Fazettierung auf. Gleichzeitig aber wird das Eiweiß in den tiefergelegenen Schichten weniger elastisch und gewinnt die Fähigkeit sich zu Fäden zu ziehen. Die Kleberzwischenschichten in den tiefergelegenen Zellen des Endospermgewebes am Apex werden ziemlich ansehnlich und machen einen merklichen Anteil vom Gesamtinhalt der Zelle aus. Die großen Stärkekörner erreichen sehr bedeutende Dimensionen.

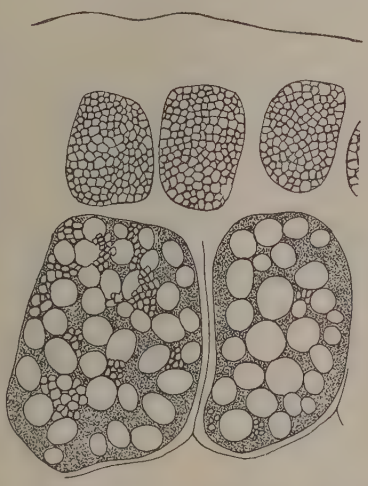


Fig. 3. Fragment aus den peripherischen Schichten des Endosperms vom Querschnitt, Korn von *var. albidum*. Rückenseite. Kleine fazettierte Stärkekörner sind vorhanden, aber in sehr geringer Menge. Beispiel eines glasigen Gewebes.

Man muß somit in den Endospermzellen des weichen Weizens zwei morphologisch verschiedene Eiweißformen unterscheiden. Mit dem elastischen Eiweiß treten hauptsächlich ovale oder elliptische Stärkekörner auf, die in der Regel keine großen Dimensionen erreichen und in jeder Zelle von gleicher Form und Größe sind. Mit dem dehnbaren Eiweiß sind Stärkekörner von verschiedener Morphologie verbunden: große und kleine.

Auf der Fig. 3 ist ein Fragment von der Peripherie eines Querschnitts durch einen Samenkern von der Rückenseite zu sehen. Beim Vergleich der Fig. 3 und 2 sieht man, daß sowohl die Form der Zellen von der Peripherie des Stärkegewebes, wie der Inhalt dieser Zellen an der Rückenseite sich in gewissem Maße von dem unterscheidet, was wir an der Bauchseite des Samenkorns sehen. Auf der Bauchseite (Fig. 2)

fehlt in der ersten Zellreihe nach der Aleuronschicht die Chondriosomstärke, an der Rückenseite dagegen (Fig. 3) tritt diese feinkörnige Chondriosomstärke nicht selten schon in der ersten Schicht des Stärkegewebes auf. Die topographischen Unterschiede in den Einzelheiten der Endospermstruktur sind also einleuchtend.

IV. Mehligkeit und Glasigkeit.

Es ist mit Sicherheit festgestellt, daß die Glasigkeit und Mehligkeit des Weizenkorns durch Besonderheiten der Endospermstruktur bedingt sind.

Nach Nowacky (1870) bestehen die Unterschiede zwischen dem glasigen und mehligen Korn darin, daß bei ersterem die Räume zwischen den Stärkekörnern von Eiweißstoffen ausgefüllt sind; bei den mehligen Körnern aber sollen zu allem noch luftgefüllte Räume vorhanden sein. Die physikalischen Eigenschaften der glasigen und mehligen Körner sind sehr verschieden: Das glasige Korn ist hart und spröde, das mehlige dagegen weich. Es ist daher durchaus möglich, daß die Lufträume, die im weichen mehligen Endosperm gefunden werden, infolge der Störung des Zusammenhangs der Gewebe durch die Operation der Schnittanfertigung zu erklären sind.

Auch Percival (1921) meint, daß im Endospermgewebe von mehligen Weizenkörnern feine Risse vorhanden sind. Doch haben nach seinen eigenen Untersuchungen die Schnitte aus glasigen Weizenkörnern eine undurchsichtige, matte und mehlige Oberfläche. Um genügend dünne, zum Studium bei starker Vergrößerung taugliche Schnitte zu bekommen, ohne dabei die anfängliche natürliche Struktur des Endospermgewebes zu stören, muß man den dicken, trockenen Schnitt erst auf einem Karborundklotz abschleifen und dann erst das durch den Schliff verdünnte Fragment in Öl oder in Kanadabalsam untersuchen.

Brenchley (1909) behauptet auf Grund seiner sorgfältigen Untersuchungen über die Entwicklung des Weizenkorns (S. 120), daß die einzelnen Momente in der Entwicklungsgeschichte des glasigen und mehligen Korns augenscheinlich parallel ablaufen und daß zwischen ihnen in zytologischer Hinsicht keine Unterschiede festzustellen sind.

Die Frage nach den Einzelheiten in der Endospermstruktur, die die charakteristische Mehligkeit und Glasigkeit des Weizenkorns bedingen, bleibt vorläufig noch ungelöst. Unsere Untersuchungen über die Glasigkeit und Mehligkeit des Weizenkrons führten wir unter anderen Gesichtspunkten aus. Die Frage nach dem Bestehen oder Nichtbestehen von Rissen und Fugen im Endospermgewebe ließen wir ganz beiseite. —

Wir wählten für unsere Untersuchungen drei Weizenarten: 1. *Tritic. vulgare var. lutescens* Al.; 2. *Trit. vulg. var. albidum* Al. und 3. *Trit. durum var. hordeiforme* Host. Ein Teil des Materials stammt aus der Steppenabteilung des Instituts für Pflanzenbau (Voronesches Gebiet), ein anderer Teil stammt aus der Abteilung für Weizenkunde des Instituts; besonders wertvolles Material aber enthielten wir aus den Versuchen von Professor P. P. Zaëff über die Wirkung der Schwarzerde und verschiedener Düngung auf die Glasigkeit und Mehligkeit des Weizenkorns[1]).

Wir gehen zur Beschreibung des Versuchsmaterials von Zaëff über.

Mehligkeit und Glasigkeit bei weichem Weizen.

Das Korn von *Tr. vulg. var. lutescens* Al. 062, Sorte „Poltawka" kann unter dem Einfluß verschiedener Düngung entweder eine mehlige oder eine in starkem Maße glasige Struktur annehmen, oder aber eine verschieden starke Mehligkeit oder Glasigkeit in ein und demselben Korn.

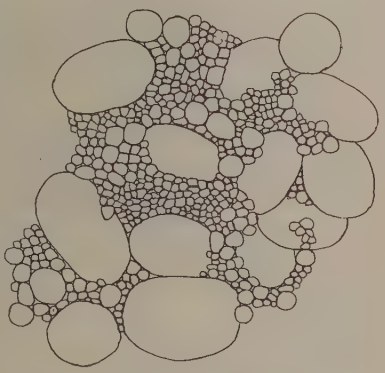


Fig. 4. Fragment aus einem mehligen Endosperm. *Tr. vulgare var. lutescens* Al. 062

Auf der Fig. 4 ist ein Fragment aus dem Endosperm des mehligen Korns von „Poltawka" zu sehen. Das ganze Endospermgewebe zeigt stark ausgeprägte Mehligkeit und ist im Zentrum dicht mit Stärkekörnern angefüllt, so daß nur wenig Platz für den Kleber übrigbleibt. Die Stärkekörner sind im allgemeinen zweierlei: große ovale, selten abgerundet, und kleine fazettierte, meistens vielkantige. Zwischen diesen Grundtypen der Stärkekörner finden sich in geringerer Anzahl etwas größere abgerundete Körner.

Für mehlige Endospermgewebe ist das Vorhandensein von feinkörniger fazettierter Stärke charakteristisch, die die Zwischenräume zwischen den groben Stärkekörnern dicht ausfüllt und nur sehr wenig Platz für die Kleberzwischenschichten übrig läßt. Fällt der Inhalt solcher Zellen in das umgebende Medium (in unserem Fall in eine 5%ige Glukose-

1) Für die Bereitstellung von Untersuchungsmaterial danken wir Herrn Professor P. P. Zaëff bestens.

lösung), so tritt der Kleber ganz deutlich in Form dünner Fäden zutage, die zwischen den auseinandergerückten Stärkekörnern ausgespannt sind.

Im Endospermgewebe des glasigen Kerns von „Poltawka" (Fig. 5) ist die Chondriosomenstärke bedeutend grobkörniger als im Endosperm des mehligen Korns und nicht so scharf fazettiert, sondern mehr abgerundet. Die Kleberzwischenschichten sind dicker und besser unterscheidbar. Beim Herausfallen aus dem Zellumen zieht sich der Kleber zum Teil zwischen den Stärkekörnern in Form dünner Fäden ebenso wie im Endosperm des mehligen Korns, zum Teil aber ist er zu bedeutenden Massen von feinkörniger Struktur gesammelt. Folglich fehlt im glasigen Endosperm des Korns von „Poltawka" vor allem ein scharfer Unterschied in den Umrissen der kleinen und großen Stärkekörner; ferner sind die Eiweißzwischenschichten stärker entwickelt und das Eiweiß selbst tritt in zweierlei Formen auf: erstens als ziehende Fäden, dem typischen Kleber ähnlich, und zweitens in Form solider Klumpen.

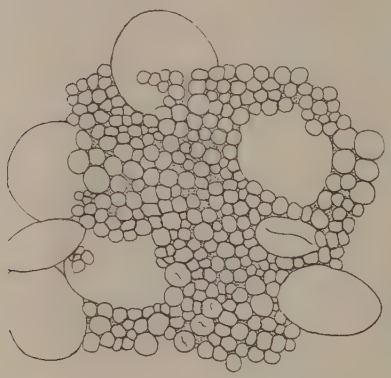


Fig. 5. Fragment aus glasigem Endosperm von *Tr. vulgare var. lutescens* Al. 062.

Es muß darauf hingewiesen werden, daß alle hier wiedergegebenen Bilder vom Zustand der Stärkekörner und des Eiweißes im Weizenendosperm sich bloß auf die ersten 2 Stunden nach der Anfertigung der Präparate beziehen. Nach 2—3 Stunden ändert sich nicht selten der Zustand des Präparats sogar in 5%iger Glukoselösung sehr wesentlich. Die Stärkekörner beginnen stark zu quellen und nehmen manchmal kugelförmige Gestalt an, es treten dann bedeutend mehr Kleberfäden auf, die Massen des gekörnten Eiweißes werden deformiert, sie verlieren ihre ursprünglichen Umrisse, d. h. sie beginnen augenscheinlich zu quellen.

In welchen Eigenheiten des Endospermbaues ist also die Glasigkeit bzw. die Mehligkeit des Weizenkorns begründet? Es steht außer Zweifel, daß mehrere strukturelle Eigenschaften bestehen, die die Glasigkeit des Weizenkorns bedingen. Beim Korn des weichen Weizens dagegen müssen als strukturelle Faktoren, die Glasigkeit bzw. Mehligkeit bedingen, unserer Meinung nach die Unterschiede im Bau der feinkörnigen Chondriosomstärke und der Grad der Massivität der Eiweißzwischen-

schicht gelten. Je deutlicher die Chondriosomstärke fazettiert ist und je dichter die einzelnen Stärkekörner aneinandergefügt sind, so daß diese die Zwischenräume zwischen den Körnern der Plastidenstärke ausfüllen, um so schärfer ist dann die Mehligkeit des weichen Weizenkorns ausgeprägt, und umgekehrt: wenn die Körner der Chondriosomstärke abgerundet sind, locker zu liegen kommen und sehr deutlich ausgeprägte die Eiweißzwischenschichten zwischen sich lassen, so hat das Weizenkorn eine ausgesprochen glasige Struktur.

Aus der Betrachtung des von uns angeführten Materials scheint hervorzugehen, daß die Einteilung der Stärke im Endosperm des Weizens in zwei Grundtypen sich sehr fruchtbar bei der Differenzierung derjenigen feinen Struktureigenschaften auswirken kann, die mit praktisch und theoretisch bemerkenswerten Eigenschaften des Weizens zusammenhängen. Ob wir nun die kleinen Stärkekörner einfach als kleine bezeichnen, oder ob wir der Anschauung von Guilliermond folgend sie als Chondriosomstärke bezeichnen, ändert an der Tatsache nichts, daß die Stärketypen sich scharf nach ihren morphologischen Eigenschaften unterscheiden.

Mehligkeit und Glasigkeit bei Hartweizen.

Wir gehen nun zur Betrachtung der Eigenheiten im Bau vom zentralen Teil des Endospermgewebes des harten Weizens *Tr. durum var. hordeiforme* Host. 027 über. Auf Fig. 6 ist ein Fragment des Endospermgewebes eines mehligen Kerns vom harten Weizen wiedergegeben. Man sieht, daß beim harten Weizen die Chondriosomstärke scharf ausgeprägt und zahlreich ist.

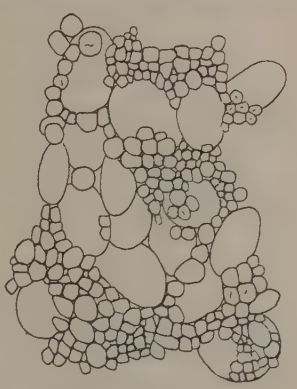


Fig. 6. Fragment aus dem mehligen Endosperm von *Tr. durum var. hordeiforme* Host. 027.

Durch welche Struktureinzelheiten unterscheidet sich das mehlige Endospermgewebe des harten Weizens von einem ähnlichen Gewebe des weichen Weizens? Beim Vergleich der Fig. 6 und 4 kann man sich davon überzeugen, daß die Chondriosomstärke des harten Weizens grobkörniger und weniger scharf fazettiert bekantet ist, als die gleiche Stärke des weichen Weizens. Infolgedessen schließen die kleinen Stärkekörner nicht so dicht aneinander und die Eiweißzwischenschichten sind besser erkennbar. — Noch größere Unterschiede treten zutage, wenn

man den aus dem Zellumen gefallenen Zellinhalt des Endosperms eines mehligen Korns vom harten Weizen untersucht und ihn mit einem ähnlichen Zellinhalt vom Endosperm des weichen Weizens vergleicht. Die kleinen Stärkekörner vom harten Weizen runden sich stark ab. Zwischen den Stärkekörnern findet man nicht die sehr charakteristischen Kleberfäden wie zwischen den Stärkekörnern der Endospermzellen vom weichen Weizen. Die Stärkekörner aus den Endospermzellen des mehligen Korns vom weichen Weizen können sogar, nachdem sie aus dem Zellumen herausgefallen sind, deutlich in zwei Gruppen eingeteilt werden. Man findet aber keine bedeutenden und gut unterscheibaren Eiweißansammlungen neben solchen Stärkekörnergruppen.

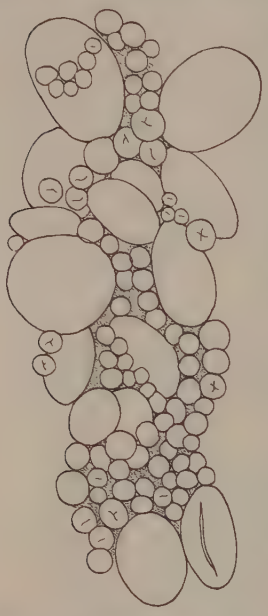


Fig. 7. Fragment aus dem glasigen Endosperm von *Tr. durum var. hordeiforme* Host. 027.

In den glasigen Körnern des harten Weizens wird die Anzahl der kleinen Stärkekörner bedeutend geringer als in den mehligen; sie sind alle kugelförmig und die Eiweißzwischenschichten sind relativ sehr groß (Fig. 7). In vielen kleinen Stärkekörnern sind charakteristische Risse zu sehen. Der aus dem Zellumen herausgefallene Inhalt der Zellen vom glasigen Endosperm des harten Weizens zerfällt in einzelne, aus Gruppen von Stärkekörnern und Bezirken von feinkörnigem Eiweiß bestehende Stückchen, die durch einige Gruppen von Stärkekörnern verbunden sind. Kleberfäden gibt es sowohl in diesen Fällen, wie bei den gleichen Fragmenten vom Endosperm des mehligen Korns vom harten Weizen nicht.

V. Gut und schlecht gefüllte Körner.

Bisher sprachen wir über die Eigenheiten im Bau vom Endospermgewebe genügend gut ausgefüllter Körner. Im Endosperm solcher Körner, sowohl mehliger wie glasiger, findet man im zentralen Teil der mittleren Zone eines jeden der beiden Lobi sehr viel kleine (Chondriosom-)Stärkekörner.

Untersucht man aber die Eigenheiten im Bau des Endosperms von Körnern, die nur in unbedeutendem Maße Anzeichen von Taub-

heit zeigen, so kann man sich davon überzeugen, daß mit dem Auftreten der Taubheit eine bedeutende Verringerung der Menge von kleinen Stärkekörnern und eine merkliche Vergrößerung ihrer Dimensionen einerseits und eine Verminderung der Dimensionen der großen Stärkekörner andererseits verbunden sind. Die kleinen Stärkekörner bleiben ebenso abgerundet wie in gut ausgefüllten Weizenkörnern, doch sind die großen Stärkekörner stark ausgezogen und haben manchmal ein fast spindelförmiges Aussehen. Eiweiß gibt es in tauben Körnern bedeutend mehr als in gut ausgefüllten. Bei flüchtiger Durchsicht tritt sogar bereits die Tatsache der Beweglichkeit der Struktureinzelheiten zutage. Es steht außer Zweifel, daß die feinkörnige und grobkörnige Stärke und das diese Stärkekörner zementierende Eiweiß gut individualisierte und eng miteinander verbundene Komponenten eines sehr plastischen Systems darstellen.

VI. Zusammenfassung und Schluß.

Mehligkeit und Glasigkeit sind eng mit den Eigenheiten in der Morphologie der Stärkeablagerung verbunden. Das Stärkekorn ist die wesentlichste, die Mehligkeit bzw. Glasigkeit bedingende Komponente.

Im mehligen Endosperm des harten Weizens tritt unbedingt feinkörnige fazettierte Stärke auf, im glasigen Endosperm des weichen Weizens nehmen diese Stärkekörner unbedingt abgerundete Formen an. In diesen feinen Unterschieden im Bau der feinkörnigen Stärke liegt nach unserer Meinung der Grund für die Bildung des mehligen bzw. glasigen Endosperms. Die fazettierten kantigen feinen Stärkekörner, die sich in großen Mengen ansammeln und dicht aneinanderpressen, lassen wenig Platz für die Eiweißzwischenschichten übrig und bedingen somit die mehlige Struktur. Die abgerundeten kleinen Stärkekörner, die locker aneinanderliegen und genügend Platz für die Eiweißzwischenschichten lassen, schaffen die glasige Struktur. Je weniger kleine Stärkekörner vorhanden sind, und je solider entsprechend die Eiweißzwischenschichten sind, umso stärker wird die Glasigkeit ausgeprägt sein.

Die Glasigkeit oder Mehligkeit des Endospermgewebes vom weichen Weizen wird sich in einigen Einzelheiten von denselben Eigenschaften des harten Weizens unterscheiden. So besitzen die Endospermzellen des harten Weizens sowohl vom mehligen wie vom glasigen Gewebe dickere Zellhäute und lösen sich bei der Anfertigung von Schnitten leichter von der Gesamtmasse des Endospermgewebes los als beim weichen Weizen. Doch gibt es hierin natürlich Ausnahmen.

Reine Mehligkeit oder reine Glasigkeit von Weizenkörnern ist keine seltene Erscheinung (erstere für den weichen, die zweite für den

harten Weizen) und tritt unter normalen natürlichen Bedingungen auf; unter besonderen ausschließlichen Bedingungen aber ist Mehligkeit oder Glasigkeit bei beiden Gruppen in gleichem Maße möglich. Ebenso tritt nicht selten gemischte Glasigkeit oder Mehligkeit des Korns auf, wobei entweder die eine oder die andere Beschaffenheit im Bau des Endospermgewebes überwiegt. Es sind selbstverständlich sehr viele Spielarten des für den glasig-mehligen und mehlig-glasigen Bau des Endosperms von verschiedenem Charakter möglich.

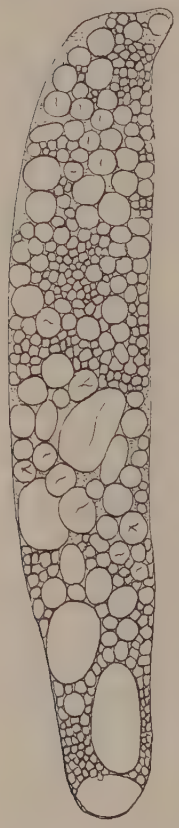


Fig. 8. Zelle aus dem mittleren Teil des Endosperms von *var. lutescens* 062. In der Zelle sind Bezirke mit mehliger Struktur und fazettierten kleinen Stärkekörnern und Bezirke von glasiger Struktur mit abgerundeten kleinen Stärkekörnern vorhanden.

In das Massiv des mehligen Endosperms können einzelne Gebiete von deutlich ausgeprägter glasiger Struktur, und umgekehrt im glasigen Gewebe mehlige Bezirke eingestreut sein. Im ersten Fall kann man das Endosperm als glasig-gefleckt, im zweiten Falle als mehlig-gefleckt bezeichnen. In den Fällen, wo die Zellen von mehliger Struktur mehr oder weniger gleichmäßig mit Zellen von glasiger Struktur vermischt sind, kann man das Endosperm als diffus mehlig-glasig bezeichnen.

Besondere Beachtung verdient das Beispiel einer gemischten Endospermstruktur, wo die Elemente der mehligen und glasigen Struktur in ein und derselben Zelle gleichzeitig anwesend sind. Ein solches Beispiel kann als dispers mehlig-glasig bezeichnet werden. Es ist auf der Fig. 8 zu sehen und gibt eine einzelne Zelle aus dem mittleren Teil der Zentralzone

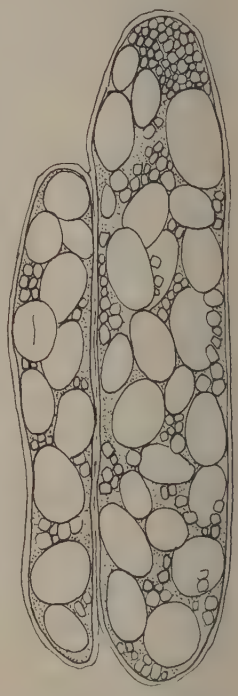


Fig. 9. Zellen aus dem mittleren Teil des Endosperms von *var. lutescens* aus Kanada. Zwischen den großen ovalen Stärkekörnern sind einzelne fazettierte kleine Stärkekörner und einige abgerundete kleine Stärkekörner verstreut. Solche Zellen bilden ein glasiges Gewebe.

des Endosperms von *var. lutescens* 062. Dort, wo die kleinen Stärkekörner abgerundet sind, wird die Struktur glasig sein, in den Stellen der Zelle, wo die kleinen Stärkekörner fazettiert sind, wird die Struktur mehlig sein. Es muß darauf hingewiesen werden, daß auch in diesem Falle die fazettierten Stärkekörner bedeutend kleiner als die abgerundeten Stärkekörner derselben Kategorie sind. Sind wenig fazettierte Stärkekörner vorhanden, so wirkt sich ihre Anwesenheit nur sehr schwach auf den Charakter der Zellstruktur und das gesamte Gewebe aus. Man hat den Eindruck, als ob das Gewebe von rein glasiger Struktur sei. Auf Fig. 9 sind solche Zellen aus dem glasigen Korn von *var. lutescens* (Original aus Kanada) zu sehen. In diesen Zellen ist verhältnismäßig viel Eiweiß und sehr wenig feinkörnige fazettierte Chondriosomstärke vorhanden. Die grobkörnige Plastidenstärke ist langgezogen, was für ein gewisses Maß von Taubheit des untersuchten Weizenkorns zu sprechen scheint. In der Tat waren Anzeichen von Taubheit zu verzeichnen, das Korn war nicht voll ausgefüllt.

Als extremer Ausdruck der Glasigkeit muß der Fall angesehen werden, wo in der Zelle entweder eine geringfügige Menge von Chondriosomstärke anwesend ist, oder aber diese gänzlich fehlt. In mehr oder weniger normalen Weizenkörnern ist augenscheinlich ein vollständiges Fehlen von kleinen Stärkekörnern niemals im ganzen Korn zu verzeichnen. In einigen vereinzelten Zellen dagegen ist das Fehlen von kleinen Stärkekörnern keine Seltenheit; z. B. in den peripherischen Schichten des Korns (s. Fig. 2).

In der Bildung des mehligen Endospermgewebes gehört eine wesentliche Rolle den Stärkekörnern, bei der Bildung der glasigen Struktur den Eiweißzwischenschichten. Da mit der Morphologie der Stärkekörner die Eigenschaften und die Morphologie des Eiweißes in engem, vorläufig noch nicht geklärtem Zusammenhang stehen, so müssen die Eigenschaften der glasigen Struktur des Endospermgewebes in dieser oder jener Hinsicht verschieden sein. All diesen Einzelheiten muß man bei vergleichenden Untersuchungen des Weizenendosperms Beachtung schenken.

Literatur.

Brenchley, On the strength and development of the grain of Wheat (*Triticum vulgare*). Annals of Botany **23,** 117—139 (1909).

Guilliermond, Nouvelles observations sur l'origine de plastides dans les Phanérogames. Revue générale de botanique **33,** 401—419, 449—470 (1921).

— —, Mangenot et Plantefol, Traité de cytologie végétale. Paris 1933.

Henry, Note préliminaire sur le grain d'amidon du caryopse dans le genre *Triticum*. Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle de l'Afrique du Nord **25,** 266—285 (1934).

Lampe, A microchemical and morphological study of the developing endosperm of Maize. Botanical Gazette **41,** 337—376 (1931).

Mottier, On certain plastids, with special reference to the protein bodies of Zea, Ricinus and Conopholis. Annals of Botany **35,** 349—364 (1921).

Nägeli, Die Stärkekörner. Zürich 1858.

Meyer, Arthur, Untersuchungen über die Stärkekörner. Jena 1895.

Nowacki, Untersuchungen über das Reifen des Getreides nebst Bemerkungen über den zweckmäßigsten Zeitpunkt zur Ernte. 1—127, Halle 1870.

Percival, The wheat plant. London 1921.

Samec, Kolloidchemie der Stärke. Dresden und Leipzig 1927.

Tschirsch und Österle, Anatomischer Atlas der Pharmakognosie und Nahrungsmittelkunde. Leipzig 1900.

Ullrich, Die Rolle der Chloroplasten bei der Eiweißbildung in den grünen Pflanzen. Zeitschr. f. Botanik **16,** 513—562 (1924).

Zur Biologie der Bestäubung von Apocynum venetum L.

Von **G. Medwedewa.**

Mit 6 Abbildungen in Text.

(Aus dem Institut für neuen Rohbast in Moskau.)

Unter den wissenschaftlichen Forschungsfragen, die mit der Einführung von *Apocynum venetum* L. in die Kultur in Zusammenhang stehen, gebührt eine der wichtigsten Stellen dem „Problem der Apocynum-Sorten", einem Problem, mit dem sich eine Reihe von Züchtern bereits mehrere Jahre lang befaßt hatten. Die Lösung dieses wichtigen Problems wurde dadurch erschwert, daß die Hauptmomente der Blütenbiologie dieser Pflanze noch nicht genügend geklärt waren.

Die Biologie der Kendyrblüten hat schon seit altersher die Aufmerksamkeit zahlreicher Forscher auf sich gelenkt. Eine Reihe alter Botaniker, die das intensive Besuchtwerden des blühenden Kendyrs durch Insekten beobachtet hatten, kamen zu dem Schluß, daß er zu den entomophagen Pflanzen gehört. Bartalozzi (1799) fand in der Blüte von *Apocynum cannabinum* Fliegen, die in die Blüte geraten und von deren Antheren eingeklemmt waren. Lamarck (1789) glaubte, daß das Insekt durch das mechanische Zusammenpressen der fünf Nektarien eingefangen wird. E. Darwin (1791) schrieb: „In the *Apocynum androsaemifolium* the anthers converge over the nectaries, which consist of five glandular oval corpuscles surrounding the germs; and at the same time admit air to the nectaries at the interstice between each anther. But when a fly inserts its proboscis between these anthers to plunder the honey, they converge closer, and with such violence as to detain the fly which thus generally perishes." Gleichartige Beobachtungen wurden auch von Targioni Tozzetti, Beal und French (1883) gemacht. Heutzutage erscheinen alle diese Beobachtungen als vollkommen phantastisch. Die Frage über die Entomophagie des Kendyrs fiel somit weg. Statt dessen ist eine andere Frage und zwar über die Art der Bestäubung, über seine Zugehörigkeit zur Gruppe der Selbst- oder Fremdbestäuber in den Vordergrund getreten und dies in Zusammenhang mit seiner Einführung in die Kultur und mit der Notwendigkeit auf dem Wege der Selektion hochproduktive Kultursorten zu erzielen.

Die meisten alten Forscher betrachteten den Kendyr als typische entomophile Pflanze. So nahm Delpino (1867) bei der Nachprüfung der Angaben über die Entomophagie von *Apocynum androsaemifolium* die Übertragung der Pollenkörner von einer Blüte auf die andere durch die Rüssel der Insekten wahr.

Der Entomologe Robertson (1891) gibt ein Verzeichnis der Insekten, auf deren Saugorganen und Kiefertastern er Pollenkörner von Apocynum vorfand. Ledgett (1872) gibt zum ersten Mal eine Beschreibung der Struktur der Kendyrblüte: der Griffel besitzt in der Mitte eine verdickte Wulst, der die Staubblätter anliegen, die einen geschlossenen Staubblattkegel bilden. Die Narbe liegt im unteren Teil des Griffels, unter der Wulst. Sie ist nach Ledgett von der oberen Kammer des Kegels, wohin die Pollenkörner aus den Antheren ausgeschüttet werden, vollkommen abgetrennt. Dank dem mechanischen Hindernis kann der Pollen nicht auf die Narbe derselben Blüte gelangen. Die Bestäubung wird von Insekten verrichtet, die den Pollen von der fremden Blüte in die untere Kammer, wo sich die Narbe befindet, übertragen.

Woodson (1930) hält umgekehrt ein automatisches Geraten der Pollenkörner auf die Narbe derselben Blüte für unumgänglich, behauptet jedoch, daß alle Apocynaceae selbststeril seien, da im entgegengesetzten Falle die Fruchtbildung 100% betragen würde, während sie faktisch nie 100% erreicht, in der Mehrzahl der Fälle nicht mehr wie 10 ausmacht. Er unternahm 1928/29 im Botanischen Garten von Missouri Versuche mit der Isolierung einzelner Blüten von *Apocynum cannabinum*, welche dessen Selbststerilität bestätigten. Er kommt zu dem Schlusse, daß Apocynum durch Insekten bestäubt wird, behauptet jedoch, daß „der Prozeß seiner Bestäubung trotzdem ungeklärt und rätselhaft sei".

Zu vollkommen entgegengesetzten Schlüssen kamen die Mitarbeiter des Instituts für Neuen Rohbast Berljand und Borissow, die 1931 zwei Abhandlungen zur Blütenbiologie des Kendyrs geliefert hatten. Borissow stellte eine Reihe von Versuchen an, von denen wir hier nur folgende wichtigste erwähnen. 1. Die einen Tag vor dem Aufbruch kastrierten und nicht isolierten Blütenknospen ergaben keine einzige Frucht. 2. Die kastrierten und nicht isolierten Blüten des 2. und 3. Blütetages ergaben 14% Fruchtbildung. 3. Eben aufgebrochene, kastrierte und isolierte Blüten gaben 13% Fruchtbildung. 4. Die ohne Kastration isolierten Blüten fielen schnell ab, eine Fruchtbildung fand nicht statt. In Anbetracht dessen, daß keine der kastrierten und freigelassenen Knospen einen Fruchtansatz bekam, zog der Verfasser den Schluß, daß beim Kendyr keine Übertragung des Pollens von einer Blüte zur anderen stattfindet und daß er folglich als obligater Selbstbestäuber zu betrachten sei. Letzteres wird, wie der Verfasser meint, dadurch bekräftigt, daß der Staubfadenkegel während der ganzen Blütezeit nicht auseinanderfährt und der Pollen beim Reifwerden der Antheren unmittelbar auf die Narbe seiner eigenen Blüte gestreut wird. Wie aus

den angeführten Angaben ersichtlich ist, kam es bei den isolierten Knospen kein einziges Mal zur Fruchtbildung. Diese Tatsache steht mit dem wichtigsten Schluß von Borissow, daß der Kendyr ein obligater Selbstbestäuber ist, nicht in Einklang. Es bleibt ungeklärt, wodurch die Sterilität der isolierten Blüten hervorgerufen wird: durch die schädliche Wirkung des Isolators selbst oder vielleicht durch die Unempfänglichkeit der Narbe gegenüber dem eigenen (von derselben Blüte stammenden) Pollen, d. h. durch die Selbststerilität, die bei Blüten, welche einen hohen Anpassungsgrad an Entomophilie erreicht haben, keine Seltenheit ist. Desgleichen steht die Behauptung Borissows, daß der Pollen beim Heranreifen der Antheren automatisch auf seine Narbe fällt, in krassem Gegensatz zu der Beschreibung der Blüte des Kendyrs, die wir bei Ledgett vorfinden. Schließlich läßt sich die große Menge ausgeschiedenen Nektars und die vielen Insekten, die auf dem blühenden Kendyr wimmeln, mit der Betrachtung desselben als obligaten Selbstbestäubers schwer in Einklang bringen.

Um sich in dem Wirrwarr der Widersprüche zurechtzufinden, die sich auf dem Gebiet der Struktur der Blüte, ihres Bestäubungsmechanismus und folglich auch ihrer Blütenbiologie angehäuft haben, erschien es am geeignetsten, den Weg der Differenzierung des komplizierten Problems in eine Reihe einfacherer Fragen zu betreten. Der erste Punkt, der eine exakte Beantwortung erfordert, ist der, ob beim Kendyr eine Selbstbestäubung möglich, oder ob dieselbe gänzlich ausgeschlossen sei. Der zweite lautet: ist eine Übertragung des Pollens von einer Pflanze auf die andere, d. h. eine Fremdbestäubung möglich und findet sie faktisch statt. Und schließlich drittens: wenn beide Bestäubungsarten vorkommen, in welcher Beziehung sie zu einander stehen, welche von ihnen vorherrscht, und in welchem Maße dies der Fall ist.

Die Frage nach der Möglichkeit einer Selbstbestäubung erscheint bei Apocynum wegen der großen Eigenartigkeit seines floralen Mechanismus bei weitem nicht so einfach. Die gewöhnlich zu diesem Zwecke angewandte Isolation der einzelnen Blüte kommt, wie bereits erwähnt, für Apocynum nicht in Betracht, da die isolierten Blüten in der Regel keine Früchte tragen. Bei der Lösung der Frage über die Selbstbestäubung des Kendyrs mußte man das übliche Verfahren der Blütenisolierung umgehen und nach irgendeinem neuen Wege suchen.

Wie bekannt, weisen die Blütenpflanzen eine Reihe von Einrichtungen auf, die darauf hinzielen, der vorliegenden Art eine für sie vorteilhaftere Fremdbestäubung zu sichern. Die Mehrzahl der zwittrigen Blüten, wie die Blüten des Kendyrs, weisen in der Mehrzahl der Fälle

morphologische und physiologische Eigenartigkeiten auf, die einer Selbstbefruchtung hinderlich sind. Die gesamte Mannigfaltigkeit dieser Eigenartigkeiten kann auf zwei Grundmomente zurückgeführt werden. Am häufigsten wird die Selbstbefruchtung in einer zwittrigen Blüte durch das ungleichzeitige Heranreifen beiderlei Geschlechtsorgane verhindert. Es ist dies die sogenannte Dichogamie.

Die von mir an zentralasiatischen Kendyrsorten[1]) von den Flüssen Tschu, Tschirtschik und Wachsch vorgenommenen Beobachtungen zeigten, daß gegen 9—10 Uhr morgens, wenn es genügend sonnig und heiß ist, fast in allen Blüten der ersten Tage (sie unterscheiden sich sehr gut von den älteren durch ihre Größe, ihre grelle satte Färbung, ausgesprochenen Turgor und stark nach hinten eingebogene Blütenblätter) die Bestäubung bereits vor sich gegangen ist, und der Pollen intensiv auf der Narbe heranwächst. Dieses Keimen des Pollens auf der Narbe läßt sich unter dem Mikroskop leicht ohne jegliches spezielles Fixieren und Färben beobachten: es genügt den Staubblattkegel auf den Objektträger in einen Tropfen Chloralhydrat oder einfach in Wasser zu legen, mit einem Deckglas zu bedecken und leicht daraufzudrücken, damit sich die Staubblätter vom Stempel trennen. Auf einem solchen Präparat kann man gewöhnlich gut unterscheiden, wie ein ganzes Bündel von Pollenschläuchen seitlich in die Narbe hineinwächst (Fig. 1.)

Fig. 1. Auf der Narbe auskeimender Pollen.

Was die Pollenkörner anbelangt, so haben die vielfachen Aussaaten derselben in Zuckerlösung gezeigt, daß der aus ersttägigen Blüten und selbst aus den größten Knospen entnommene Pollen vollkommen heran-

1) Alle Versuche und Beobachtungen wurden in Taschkent (Zentralasien) ausgeführt.

gereift ist und gut keimt. Somit wird bei den drei erwähnten Kendyrsorten gar keine Dichogamie beobachtet. Die eben aufgebrochene Blüte enthält normale, reife Pollenkörner und eine Narbe, die zu ihrer Empfängnis vollkommen bereit ist.

Als zweite nicht minder zuverlässige Einrichtung gegen das Geraten des Pollens auf die Narbe derselben Blüte erscheint die sog. Herkogamie, d. h. eine derartige Anordnung der Blütenteile, daß sie mechanisch keine Selbstbestäubung zuläßt. In Bezug auf den Kendyr hat Ledgett bereits 1872 darauf hingewiesen, daß seine Blüte gerade so aufgebaut ist, daß eine Selbstbestäubung mechanisch undurchführbar ist.

Die Blüte des Kendyrs ist dermaßen klein und das gegenseitige Verhältnis der Teile dermaßen kompliziert und eigenartig, daß ich zur Erforschung ihrer Morphologie zur mikroskopischen Durchsicht der Serien von Quer- und Längsschnitten greifen mußte. Die Blüte enthält vier Kreise reproduktiver Organe. Im Zentrum liegt das aus zwei Fruchtblättern bestehende Gynäzeum. Der halbunterständige Fruchtknoten besteht aus zwei sehr locker der Länge nach verbundenen Fruchtblättern, die zahlreiche Samenanlagen bergen. Oben geht er in das faßartige, fleischige Köpfchen über, das in der Äquatorialfläche durch eine ringförmige Wulst geteilt ist. Diese Wulst teilt das Köpfchen in zwei Teile: den oberen und den unteren. Über die Lage der Narbe auf dem Köpfchen wurde viel diskutiert. Linné und Tournefort hielten für die Narbe den oberen in zwei Teile zerfallenden Teil des Köpfchens. Schleiden (1849) kam zu dem Schluß, daß bei Apocynum das Narbengewebe an der Basis des Griffels angeordnet ist und zwar an der Stelle, wo er zwei Fruchtknoten verbindet. Ledgett weist bei der Beschreibung von Apocynum ebenfalls darauf hin, daß sich die Narbe in der unteren Hälfte des Köpfchens befindet. Demeter (1922) untersuchte von neuem die Struktur des Köpfchens von *Apocynum androsaemifolium* und fand, daß sein oberer Teil aus typischen Narbenzellen besteht. Der untere Teil ist seiner Meinung nach nicht fähig, die Funktion der Narbe auszuführen. Er fand desgleichen, daß die Pollenschläuche durch den oberen Teil des Köpfchens eindringen. Majewski (1917) und Talijew (1927) beschreiben in ihrer Flora die Narbe ebenfalls als kopfförmige, terminale, d. h. sie betrachten als Narbe die zweiteilige Spitze des Köpfchens. Die Beobachtung des Keimungsprozesses des Pollens auf der Narbe, der an den eingehends erwähnten mittelasiatischen Mustern vorgenommen wurde, zeigte mit aller Deutlichkeit, daß beim Kendyr nicht die Spitze des Köpfchens und nicht sein basaler Teil als Narbe zu betrachten ist, sondern die Zone, die sich unmittelbar unter der ring-

förmigen Wulst befindet (Fig. 1 u. 2 B), oder richtiger nicht die ganze Zone, sondern ihre 5 Bezirke, die auf ihr abwechselnd mit den Staubblättern angeordnet sind. An der Basis des Köpfchens ist ein Kreis aus 5 fleischigen eiförmigen Nektarien angeordnet. Woodson kommt nach Untersuchung ihrer Ontogenese und Anatomie zum Schluß, daß sie reduzierte, sterile Fruchtblätter darstellen. Weiter unten vereinigen sich die Nektarien zu einem Diskus aus Nektariumgewebe, der den Fruchtknoten umgibt (Fig. 2 A). Dem Köpfchen schmiegt sich unmittelbar ein Kreis aus 5 Staubblättern an, die mit ovalen Nektarien abwechseln. Jedes Staubblatt besteht aus einem breiten pfeilförmigen Staubbeutel und einem kurzen, dicht behaarten Faden oder richtiger Stiel. An den Stellen der Anheftung des Stiels an den Staubbeutel gehen von ihm lange Härchen aus, sie treffen mit gleichartigen Härchen zusammen, die von 5 Erhebungen auf der äquatorialen Wulst des Köpfchens ausgehen und verwachsen mit ihnen fest (Fig. 2 C). Das Gynäzeum und Androzeum sind so fest miteinander verbunden, daß es sehr schwer fällt, die Staubblätter zu entfernen, ohne das Köpfchen von der Spitze des Fruchtknotens zu verschieben, mit der es durch einen sehr feinen kurzen Griffel

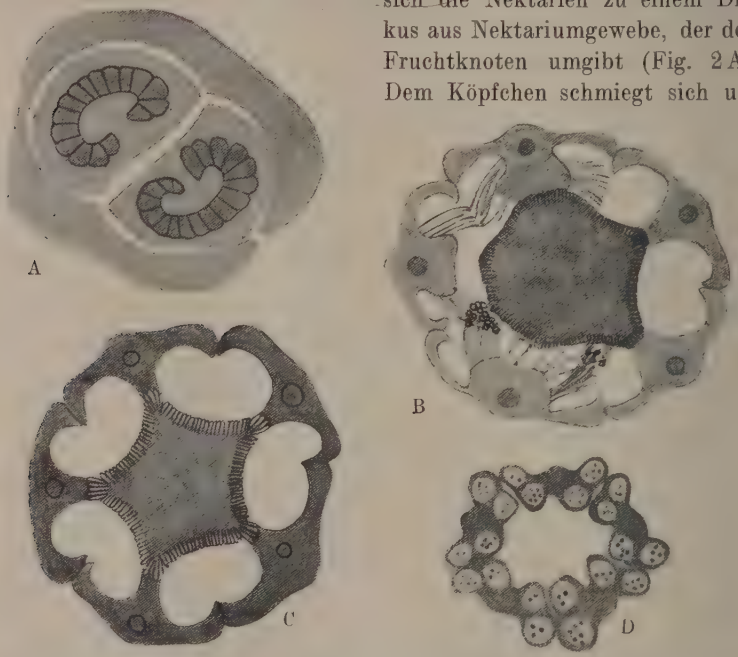


Fig. 2. Querschnitt durch die Blüte: *A* der Fruchtknoten; *B* die Narbenzone; *C* die Zone über den Narben; *D* die Staubbeutel.

verbunden ist. Jeder Staubbeutel enthält 4 Sporangien oder Pollensäcke (Fig. 2 D). Noch in der Blütenknospe, kurz vor dem Heranreifen der Pollenkörner, werden die Wände zwischen den inneren und äußeren Säcken zerstört. In jedem Staubbeutel bleiben je 2 Pollenfächer zurück; das rechte und das linke. Nach einiger Zeit werden auch die seitlichen Außenwände der Antheren zerstört, d. h. die Wände, die das rechte Fach einer jeden Anthere mit dem linken der benachbarten verbinden und umgekehrt. Es scheint nun, daß der Staubblattkegel aus 5 großen Pollenfächern besteht, die von einander durch fleischiges Bindegewebe getrennt sind (Fig. 3 A). Dies wäre die Struktur des Staubblattkegels in der eben geöffneten Blüte. Wie aus der Abbildung ersichtlich, sind die Staubbeutel, obgleich ihre Seitenwände schon zerstört sind, noch fest geschlossen und die Pollenkörner können aus ihnen noch nicht herausfallen. Sobald sich die Blüte entfaltet, und die Sonne den Staubblattkegel zu erwärmen und zu trocknen beginnt, schrumpft die in den inneren Wänden der Pollensäcke befindliche fibröse Schicht vom Trocknen und die bis dahin nach innen eingebogenen Hälften der Antheren werden kürzer, richten sich gerade und öffnen sich weit wie die Flügel einer Tür (Fig. 3 B). Wenn die Witterung feucht, trübe und frisch ist, kommt das Trocknen nicht zustande und die Hälften der Antheren können sich nicht öffnen. Als letzter Kreis der Reproduktionsorgane sind 5 eigenartige Schuppen zu betrachten, die mit den Staubblättern abwechseln und gegenüber den Blütenblättern liegen. Sie sind an dem inneren Teil der Krone befestigt und werden von Woodson als reduzierte Staubblätter betrachtet.

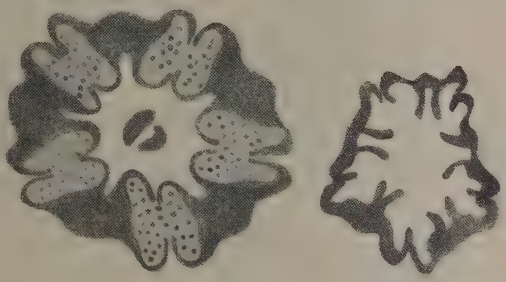


Fig. 3. Querschnitte durch die Staubbeutel: *A* Blüte im Isolator; *B* freie Blüte.

Der erste Eindruck, den eine oberflächliche Betrachtung der Kendyrblüte macht, ist der, daß das Herausfallen des eigenen Pollens auf die Narbe unumgänglich und eine Übertragung fremden Pollens unmöglich erscheint. Wenn man jedoch den Längsschnitt der Blüte betrachtet, erhält man einen direkt entgegengesetzten Eindruck. Wie aus der Fig. 4 ersichtlich, zerfällt die ganze Höhle des Staubblattkegels

in eine obere und untere Kammer, die voneinander durch eine äquatoriale Wulst getrennt sind, die mit den Staubblättern verwachsen ist. Die Narbe befindet sich in der unteren Kammer, der Pollen gerät jedoch beim Verstreuen in die obere. Bloß eine Serie von Querschnitten durch die Blüte konnte die gegenseitigen Beziehungen dieser Teile feststellen. Die äquatoriale Wulst verwächst mit dem Staubblattkegel an 5 Stellen, zwischen denen weite Durchgänge die obere Kammer mit der unteren vereinigen (Fig. 2C). Die Durchgänge sind so angeordnet, daß die aus dem Staubbeutel herausfallenden Pollenkörner unmittelbar durch den Durchgang in die untere Kammer, d. h. auf die Narbe geraten. Tiefer als unter die Narbenzone kann der Pollen nicht fallen, da er hier von den dichten Härchen (Fig. 2B), die von den Staubblattstielen ausgehen, aufgehalten wird. Somit findet sich beim Kendyr — wie die Untersuchung der Blüte gezeigt — keine Herkogamie, d. h. kein mechanisches Hindernis zum Gelangen der Pollenkörner auf die Narbe derselben Blüte.

Fig. 4. Längsschnitt der Blüte.

Jedoch garantiert ein gleichzeitiges Heranreifen der Pollenkörner und der Narbe und ein leichtes Geraten eigener Pollenkörner auf die Narbe der Blüte die Selbstbefruchtung noch nicht. Als eine die Selbstbefruchtung behindernde Eigenschaft erscheint häufig die Unfähigkeit der Pollenkörner auf der eigenen Narbe zu keimen, d. h. die Selbststerilität. Da die isolierten Blüten des Kendyrs nie zur Fruchtbildung kommen, so mußte zur Lösung der Frage über die Selbststerilität zur Kultur der Pollenkörner auf künstlichem Boden gegriffen werden.

Das Auskeimen des Kendyrpollens wurde von mir auf der Sorte vom Fluß Tschirtschik ausgeführt. Woodson weist darauf hin, daß bei allen *Apocynum*-Arten häufig polysporischer Pollen angetroffen wird und daß er größtenteils abortiv ist. Der Pollen der untersuchten Sorte war ganz normal. Die Pollenkörner waren fein, abgerundet, von einer zarten, dünnen Hülle bedeckt und zu Tetraden vereinigt, die nach 2 Reifeteilungen erhalten wurden. Eine Probeaussaat des Pollens zeigte, daß

die Pollenkörner im Wasser platzen, in 5—20%iger Saccharose gut auskeimen, in 25%iger Saccharose jedoch ihr Wachstum fast gänzlich einstellen. Wird jedoch der Zuckerlösung Agar-Agar hinzugefügt, so wird das Wachstum der Pollenschläuche fast vollkommen aufgehoben. Für alle nachfolgenden Versuche wurde eine 10%ige Lösung von Saccharose angewandt. Um zu ermitteln, ob die Narbe des Kendyrs nicht vielleicht eine Substanz ausscheidet, die dem Auskeimen des eigenen Pollens hinderlich ist, wurde auf einer Reihe von Objektträgern eine Aussaat des Pollens mit der eigenen und der fremden Narbe ausgeführt (nicht nur von einer anderen Blüte, sondern von einem anderen, weit entlegenen Strauch. Letztere Vorsichtsmaßregel war deshalb notwendig, weil der Kendyr eine Wurzelstockpflanze ist, und die Nachbarsträuche von einem gemeinsamen Wurzelstock abstammen können). Als Kontrolle wurde eine reine Pollenaussaat ohne Narbe vorgenommen. Da der Pollen aus den Staubbeuteln äußerst schwer zu entnehmen ist, wurden für die Aussaat ganze Staubbeutel zerdrückt und auf dem Glas zerrieben. In allen 3 Fällen wurde der Pollen aus den allerältesten Knospen am Tag vor ihrer Entfaltung entnommen. Die Aussaat wurde überall auf gleiche Weise ausgeführt. Die Staubbeutel wurden mit einem sehr kleinen Tropfen Zuckerlösung auf das Deckglas gebracht, sodann zerdrückt und in einer dünnen Schicht auf dem Glas aufgeschmiert. In die Vertiefung des Objektträgers wurde ein Tropfen derselben Zuckerlösung eingegossen und über ihm das Deckglas mit dem ausgesäten Pollen umgekippt. Alle Gläser wurden in eine Kristallisatierschale gestellt, die mit feuchtem Filtrierpapier ausgelegt war. Nach 1—2 Stunden keimt der Pollen gewöhnlich aus. Da der Pollen des Kendyrs nicht aus trocknen, leicht auseinanderfallenden Körnern besteht, sondern eine zusammenhängende Masse untereinander verklebter Tetraden darstellt, so ist es mir nicht gelungen, eine gleichmäßige Aussaat desselben auszuführen, die die Feststellung des Prozentsatzes der ausgekeimten Pollenkörner und die Messung einer bestimmten Anzahl von Pollenschläuchen ermöglichen würde. Die Pollenkörner waren bei der Aussaat in Haufen angeordnet, beim Auskeimen jedoch verwandelte sich ein jeder Haufen in einen Knäuel gewundener, untereinander verwickelter Fäden. Deswegen mußte man sich darauf beschränken, nach Augenmaß einige mittlere und für das entsprechende Glas typische Pollenschläuche zu wählen und sie abzumessen. Trotzdem die Länge der Pollenschläuche auf jedem einzelnen Glas stark schwankte, erwies sich die Differenz zwischen der Aussaat der Pollen allein und der Pollen zusammen mit der Narbe als eine sehr beträchtliche. Der ohne Narbe auf Saccharose

ausgesäte Pollen ergab Schläuche, die im Mittel 6—10 Teilstriche des Okular-Mikrometers lang waren (die Messungen wurden bei 100facher Vergrößerung ausgeführt). Der mit seiner eigenen Narbe ausgesäte Pollen gab Schläuche von 20—30 Teilstrichen Länge, derjenige mit fremder Narbe — 30—35 Teilstriche (s. Fig. 5). Bei Wiederholung dieses Versuches erhielten wir dieselben Resultate — eine ausgesprochene Stimulation des Wachstums der Pollenschläuche bei Hinzugabe der eigenen wie auch der fremden Narbe zur Saccharose. Vermutlich fehlen bei den Kendyrnarben nicht nur Substanzen, die das Wachstum der eigenen Pollenschläuche hemmen könnten, sondern sie üben im Gegenteil eine starke stimulierende Wirkung auf die Geschwindigkeit des Wachstums der Pollenschläuche aus. Der Selbststerilität nähern sich solche Pflanzen, bei denen bei gleichzeitiger Bestäubung mit eigenem und fremden Pollen (derselben Art) der fremde das Übergewicht erhält und eine Befruchtung verursacht. Wie aus den Angaben der Probemessungen ersichtlich ist, läßt der Extrakt aus einer fremden Narbe die Pollenschläuche schneller wachsen als der Extrakt aus der eignen, doch ist diese Beschleunigung nicht genügend ausgeprägt. Bei einigen selbststerilen Pflanzen können die Pollenkörner auf der eigenen Narbe auskeimen, wachsen jedoch so langsam, daß sie nur sehr kurze Schläuche ergeben, die den Fruchtknoten nicht erreichen. Bei den bestäubten Blüten des Kendyrs können die Pollenschläuche im Griffel leicht in ge-

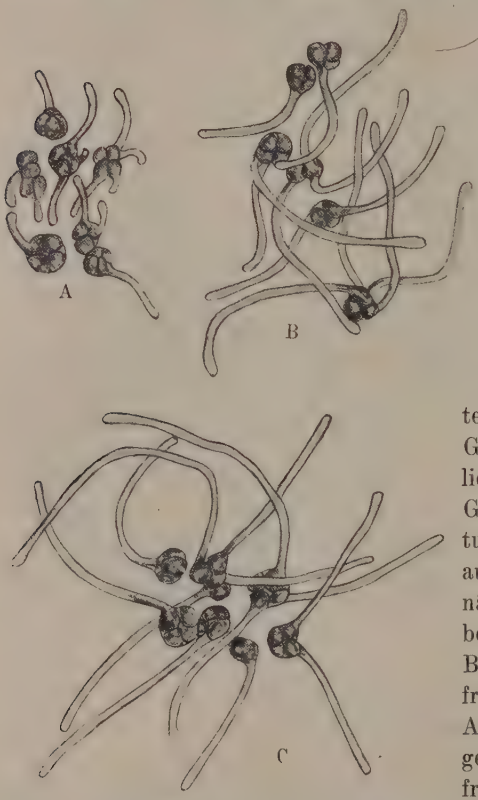


Fig. 5. Kultur des Pollens: *A* auf Saccharose; *B* auf Saccharose mit Zugabe der eigenen Narbe; *C* auf Saccharose mit Zugabe der fremden Narbe.

färbten Mikrotompräparaten verfolgt werden. Dank ihrem großen Plasmagehalt erscheinen sie unter den hellen Zellen des umgebenden Gewebes schwarz. Auf den Längsschnitten sieht man deutlich, wie von einem Häufchen des seitlich in die Narbe hineinwachsenden Pollens gewöhnlich ein ganzes Bündel schwarzer Pollenschläuche ausgeht, den feinen kurzen Griffel passiert und im Fruchtknoten verschwindet. Das Wachstum des Pollenschlauchs geht vermutlich sehr schnell von statten. Es gelang nie eine Blüte zu beobachten, bei der auf der Narbe ausgereifter Pollen vorhanden wäre, und die Pollenschläuche irgendwo im oberen Teil des Köpfchens enden würden. Die Zeitspanne zwischen dem Beginn des Wachstums des Pollens und dem Eindringen der Pollenschläuche in den Fruchtknoten ist dermaßen kurz, daß es noch nie gelang, ihn auf fixiertem Präparat anzutreffen. Desgleichen ist auch der Zeitabstand zwischen dem Geraten des Pollens auf die Narbe und dem Beginn seines Auskeimesn sehr kurz, da es ebenfalls nie gelang, einen auf der Narbe liegenden und nicht wachsenden Pollen anzutreffen. Dies alles veranlaßt uns zu vermuten, daß alle in die Narbe hineinwachsenden Pollenschläuche den Fruchtknoten erreichen. Es ist hierbei zu berücksichtigen, daß sich die angeführten Angaben über die Selbststerilität des Kendyrs nur auf eine Kendyrsorte beziehen und zwar auf den Tschirkschen Kendyr, mit dessen Pollen Auskeimungsexperimente vorgenommen wurden. Im allgemeinen kann jedoch nicht nur von zwei verwandten Arten die eine selbststeril und die andere selbstfertil sein, sondern auch zwei Rassen ein und derselben Art können sich in dieser Hinsicht stark voneinander unterscheiden. Außerdem ist bekannt, daß sich die Selbststerilität je nach der Einwirkung des äußeren Milieus ändern kann. Ein und dieselbe Art kann in gewissen Bedingungen selbststeril sein, in anderen jedoch die Fähigkeit einer Selbstbestäubung erlangen.

Somit besitzt der Kendyr für die Autogamie folgende Einrichtungen: die Zwittrigkeit der Blüte, das gleichzeitige Heranreifen des Pollens und der Narbe, die unmittelbare Berührung des befreiten Pollens mit der Narbe und die starke stimulierende Einwirkung der eigenen Narbe auf den Pollen. Bei Anwesenheit aller dieser Bedingungen muß die Autogamie spontan vor sich gehen, ohne Hilfe äußerer Agentien.

Jedoch steht die bereits verzeichnete und allen, die es mit der Selektion des Kendyrs zu tun haben, bekannte Tatsache, daß die Blüten des Kendyrs bei Isolierung keine Früchte tragen und abfallen, — in krassem Widerspruch mit der eben von uns ausgesagten Behauptung. Von 360 Knospen, die Anfang Juni 1934 (die Knospen wurden kurz vor ihrem Aufbruch isoliert) isoliert wurden, gaben — wie

Anfang Juli ersichtlich war — nur 2 Knospen (d. h. 0,55%) Fruchtansatz. Die übrigen 358 fielen ab. Der Kontrollversuch, der gleichmäßig an derselben Kendyrsorte ohne Isolierung ausgeführt wurde, ergab folgende Resultate: von 490 abgesonderten Knospen gaben 218 (44%) Fruchtansatz. Am sechsten Tag wurde ein Teil der Isolatoren geöffnet und die in ihnen befindlichen entfalteten Blüten unter dem Mikroskop untersucht. Die Blüten sahen genau so aus, wie die freiwachsenden Blüten des Kendyrs am dritten Tag nach dem Knospenaufbruch, d. h. sie waren vollkommen frisch, obzwar glockenförmig geschlossen. Im Freien hat die Blüte am sechsten Tag gewöhnlich eine abwelkende Blütenkrone und einen merklich angeschwollenen Fruchtknoten. Die Blüten waren unter dem Isolator vermutlich nicht befruchtet. Die Untersuchung derselben unter dem Mikroskop ergab, daß in keiner derselben eine Auskeimung des Pollens stattgefunden hatte. Der Versuch mit der Isolierung wurde nochmals wiederholt, als noch 100 Knospen mit Papier-, Pergament- und Mullisolatoren bedeckt waren. Vom ersten Tag der Entfaltung an wurde ein Teil derselben täglich unter dem Mikroskop zwecks Beobachtung des Wachstums des Pollens untersucht. Die Durchsicht erstreckte sich bis auf den zehnten Lebenstag der Blüten, wo sie schließlich verwelkten und abfielen. Weder in den Papier-, noch in den Pergament- oder Mullisolatoren keimte in den Blüten der Pollen: die Vermutung Borissows, daß in isolierten Blüten eine Befruchtung und Keimbildung stattfinde, der Isolator jedoch den Fruchtknoten so ungünstig beeinflusse, daß er abfalle, hatte sich nicht bestätigt.

Um inbezug auf diese Erscheinung, die allen Angaben über die Blütenbiologie des Kendyrs so seltsam widerspricht, Klarheit zu gewinnen, wurde ein Teil der isolierten Blüten am vierten Tag der Isolierung fixiert, in Paraffin eingebettet, geschnitten und gefärbt. Auf den Querschnittpräparaten konnte man leicht wahrnehmen, daß im Gegensatz selbst zu den ersttägigen geöffneten Blüten die Pollenbeutel der isolierten Blüten geschlossen und voll Pollen waren. Die entfaltete Blüte des Kendyrs ist in der Regel trocken. Eine große Anzahl ausgeschiedenen Nektars wird unaufhörlich von Wespen, Hummeln, Hornissen und anderen Insekten, die den blühenden Kendyr sehr gern besuchen, gesammelt. Bei Isolierung füllt der Nektar die Blüte fast bis zur Spitze, wobei er den Staubblattkegel überdeckt. Der Mechanismus des Öffnens der Staubbeutel (der auf dem Austrocknen der in ihren Innenwänden eingeschlossenen fibrösen Schicht beruht) kann sich in der isolierten Blüte nicht auswirken, da sich die im Isolator entfaltete Blüte, statt sofort auszutrocknen, immer mehr und mehr mit dem sich anhäufenden Nektar

anzufeuchten beginnt. Somit hat die Sterilität der isolierten Blüten mit der Selbststerilität nichts gemeinsam. Sie wird dadurch bedingt, daß der Pollen in den Pollensäcken eingeschlossen bleibt und nicht auf die Narbe gelangt.

In den Versuchen mit dem Auskeimen des Pollens auf Saccharose wurde von mehreren Verfahren der Pollenaussaat auch dasjenige mit ganzen Staubbeuteln ausprobiert. Es erwies sich, daß der Pollen, selbst wenn er in einem geschlossenen Staubbeutel bleibt, zu wachsen vermag und durch die Wand des Staubbeutels hindurchwächst. Unterdes wurde in den isolierten Blüten kein Wachstum desselben wahrgenommen. Es erübrigt die Einwirkung des Nektars, der die Blütenkrone der isolierten Blüte häufig vollends ausfüllt, zu untersuchen. Der Nektar wurde auf zweierlei Art untersucht: 1. inbezug auf seine eventuelle Giftigkeit für den Pollen und 2. vom Standpunkt der anaëroben Bedingungen, die sich für das Wachstum des Pollens in der von Nektar angefüllten Blüte bilden. 1. Der auf den Deckgläsern im Nektar ausgesäte Pollen ergab nach 1½ Stunden Pollenschläuche von 25—30 Teilstrichen. Die Kontrolle in 10% Saccharose wies während derselben Zeit Pollenschläuche von 8—10 Teilstrichen auf. In beiden Fällen wurde der Pollen auf gleiche Weise ausgesät, und zwar aus den ältesten Knospen, ohne Narbe. Folglich ist der Nektar nicht nur nach dem Auskeimen der Pollenschläuche unschädlich, sondern stellt umgekehrt ein günstigeres Milieu dar als die Saccharose. Man mußte jetzt die Einwirkung des anaëroben Milieus kontrollieren, das sich in der von Nektar angefüllten Blüte bildete. Zu diesem Zwecke wurde auf 10%iger Saccharose eine Aussaat vom Pollen auf verschiedene Weise, mit verschiedenem Befeuchtungsgrad ausgeführt. I. Serie: die Vertiefungen des Objektträgers wurden bis nach oben mit Zuckerlösung ausgefüllt, von oben wurden sie mit Deckgläsern bedeckt. Der ausgesäte Pollen erwies sich in einer dicken Flüssigkeitsschicht. II. Serie: ein kleiner Tropfen Zuckerlösung wurde in eine Vertiefung des Objektträgers gebracht. Bei Auflegung des Objektträgers bildet sich in der Mitte des Tropfens eine große Luftblase, um die sich ringförmig die Flüssigkeit lagert. In beiden Fällen wurde die Aussaat des Pollens mit der eigenen Narbe ausgeführt. Nach einigen Stunden wurde unter dem Mikroskop ein starkes und üppiges Wachstum des Pollens in den Luftblasen wahrgenommen. In der Ringzone der Flüssigkeit um die Blasen herum — völliges Ausbleiben des Wachstums, nur an einigen Stellen in unmittelbarer Berührung mit der Luftblase wurden ausgekeimte Pollenschläuche beobachtet. In der Flüssigkeit ohne Luftblasen fand weder an diesem noch am folgenden Tag ein Wachstum statt. Nur am dritten Tag gaben einige Pollen-

körner kaum merkbare Pollenschläuche, deren Länge die Länge des Pollenkorns selbst nicht überstieg (Fig. 6). Bei Wiederholung des Versuchs blieben die Resultate dieselben. Zwecks Erhaltung langer Pollenschläuche mußte der Pollen entweder in eine Luftblase inmitten einer Flüssigkeit ausgesät werden, oder auf ein schwach angefeuchtetes Deckglas über einem Tropfen Flüssigkeit. Ein in einer dicken Flüssigkeitsschicht ausgesäter Pollen keimt nicht aus. Für ein erfolgreiches Wachstum des Pollens ist ein schwach feuchtes Substrat und freie Luftzufuhr erforderlich. Gerade solch ein Milieu ist für den auskeimenden Pollen in der freien offenen Blüte des Kendyrs geboten. Die schwach angefeuchtete Oberfläche der Narbe bildet das beste Milieu für die Auskeimung des Pollens. Eine überflüssige Anhäufung des Nektars wird durch das ständige Sammeln desselben durch Insekten verhindert. Bei

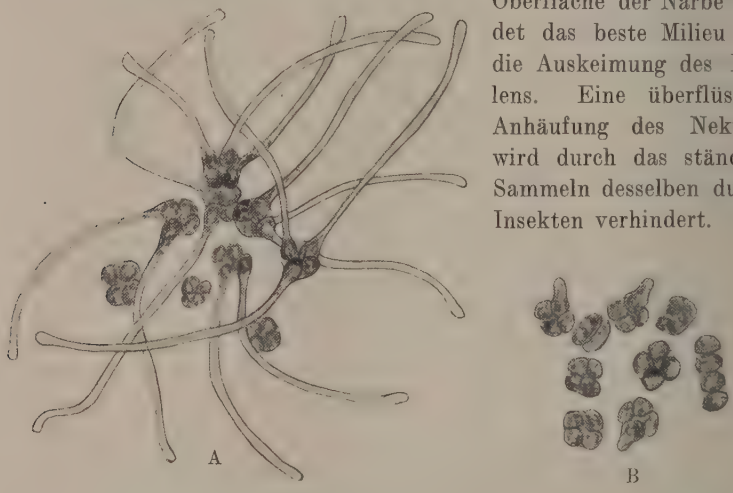


Fig. 6. Kultur des Pollens: *A* in einer feuchten Kammer auf dem Deckglas; *B* in einer dicken Zuckerlösungsschicht.

Isolierung der Blüte (unabhängig davon, ob eine Kastration der Blüte oder nur eine Isolierung zwecks Sicherung der Selbstbestäubung vorgenommen wird) häuft sich in ihr Nektar an, der die Blüte bis zur Spitze des Staubblattkegels anfüllt; er verhindert die Entfaltung der Pollenbeutel und konserviert den Pollen. Um festzustellen, ob der Pollen von dem denselben anfüllenden Nektar endgültig abgetötet wird, wurde ein Teil der Papierisolatoren am fünften Tag geöffnet. Die Blüten waren noch frisch und sahen aus wie die freien Blüten am dritten Blütetag. Einen Tag nach dem Abheben des Isolators wurden die Blüten unter dem Mikroskop untersucht — ein Wachstum des Pollens fand nicht statt. Der auf Zucker ausgesäte Pollen dieser Blüten ergab einzelne sehr kurze Pollenschläuche.

Das gleichzeitige Heranreifen der männlichen und weiblichen Geschlechtsorgane, das leichte Geraten des Pollens auf die eigene Narbe, der fast gleiche Grad der Stimulierung seitens der Narbe des eigenen und fremden Pollens sprechen dafür, daß als verbreitetere Bestäubungsform des Kendyrs die Selbstbestäubung zu betrachten ist. Aber wie Kirchner (1892) behauptet, ist keine Pflanze bekannt, die sich ausschließlich durch Selbstbestäubung vermehrt. Verschiedene Arten von Blütenpflanzen stellen inbezug auf Auto- und Allogamie eine lange Reihe dar, an deren Spitze eine Bestäubungsart steht, und an deren Ende eine andere, in der Mitte der Reihe jedoch stehen sie in irgendeinem Gleichgewicht. Die Reihe beginnt mit Arten, wo die Allogamie ein ausschließliches Übergewicht erhalten hat und die Autogamie vollkommen verdrängt, und sie endet mit kleistogamen Arten. Eine völlige Autogamie ist eine äußerst seltene Erscheinung, die allgemeine Regel lautet, daß Fremdbestäubung auf jeden Fall möglich ist. Beim Kendyr sind neben den Eigenschaften der Blüte, die ihr eine Selbstbestäubung sichern, unzweifelhaft auch solche Merkmale anwesend, die für Fremdbestäuber charakteristisch sind: grelle Rosafärbung der Blüten, Vereinigung kleiner Blüten zu Blütenständen (halbdoldige, zu Rispen vereinigte), Duft und endlich reichliche Absonderung von Nektar. Auf einer vorgeschrittenen Stufe der Blüten zur Insektenbestäubung ist der Nektar in der Blüte so angeordnet, daß ihn nur die Insekten erreichen können, die die Bestäubung verrichten. Beim Kendyr erscheinen als schwache Schutzmittel der Nektarien nur die Schuppen an der Basis jedes Blütenblattes. Von der Seite ist der Nektar zugänglich und die Insekten brauchen nicht beim Holen desselben in das Innere des Staubblattkegels einzudringen. Jedoch außer dem Nektar enthält die Blüte noch ein anderes Anziehungsmittel — den Pollen. Er fällt aus den Staubbeuteln in 5 Haufen heraus entsprechend den 5 Narben, auf die er geraten muß. Unterdes wurde in keiner offenen Pflanze bei der Untersuchung ihrer Narbe eine volle Zahl von Pollenhaufen vorgefunden. Am häufigsten waren es im ganzen 2, zuweilen 3 oder 1, jedoch nie 5. Da die Staubbeutel dabei leer waren, so blieb nur eine Erklärung übrig und zwar, daß der Pollen von Insekten geraubt wird, die ihm nachjagend, ins Innere des Staubblattkegels eindringen. Es liegt auf der Hand, daß hierbei auch eine Übertragung des Pollens von einer Blüte auf die andere möglich ist. Henkels (1915), der die Tätigkeit der Insekten als Bestäuber erforscht hatte, kam zu dem Schlusse, daß bei Pflanzen mit einer großen Anzahl von kleinen Blüten die Insekten am häufigsten die Bestäubung innerhalb einer Pflanze, d. h. eine Selbstbestäubung verrichten. Beim

Kendyr ist die Wahrscheinlichkeit, daß die Insekten eine Selbstbestäubung vollziehen, dadurch vergrößert, daß er sich auf vegetativem Wege vermehrt, und häufig erscheinen mehrere Nachbarsträuche eigentlich als ein und dasselbe Individuum. Setzt man voraus, daß auf einem Kendyrstrauch gleichzeitig 20 Blumen blühen, so wird bloß der 21. Flug des Insekts die Übertragung des fremden Pollens verrichten. Wenn man noch hinzufügt, daß die Nachbarsträuche häufig zu einem Klon gehören, so wird der Prozentsatz der Kreuzbestäubung noch sinken. Um die Häufigkeit der natürlichen Kreuzbestäubung noch genauer zu bestimmen, muß ein Versuch der Aussaat zweier Linien nebeneinander ausgeführt werden, von denen die eine 2 rezessive und die andere 2 dominante Gene irgendwelchen Merkmals trägt. Auf diese Weise wurde der Prozentsatz der spontanen Kreuzungen beim Lein festgestellt, der sich höher erwies als früher vermutet wurde. Jedoch kann die Häufigkeit der spontanen Kreuzungen schwanken und sich verändern in Abhängigkeit von der Intensität des Blühens, von dem Insektenflug u. a., was seinerseits von geographischen, metereologischen und anderen Bedingungen des äußeren Milieus abhängt.

Zusammenfassung.

1. Die Literaturangaben bezüglich der Bestäubung des Kendyrs sind äußerst widerspruchsvoll. Die meisten alten Forscher (Bartalozzi, Lamarck, Darwin, Delpino, Ledgett, Robertson) wie auch die modernen (Kirchner, Woodson) behaupten, daß der Kendyr ein obligater Kreuzbestäuber ist, der sich bei der Selbstbestäubung steril verhält. Andere (Berljand und Borissow) finden im Gegenteil, daß die Struktur der Kendyrblüte derartig ist, daß das Austragen des Pollens physisch als unmöglich erscheint und daß deswegen die Autogamie als obligate und einzig mögliche Bestäubungsform erscheint.

2. Die durch Papier, Mull- und Pergamentsäcke isolierten Kendyrblüten bleiben in der Regel steril. Ihre mikroskopische Untersuchung hat gezeigt, daß die Ursache der Sterilität nicht in der Selbststerilität zu suchen ist, wie dies Woodson vermutet, sondern darin, daß die isolierte Blüte von Nektar überschwemmt wird. Die Wände der Pollenbeutel, die vom Nektar durchtränkt sind, sind nicht imstande auszutrocknen und sich zu entfalten. Der Pollen bleibt in den Pollenbeuteln eingeschlossen und kann aus ihnen nicht herausfallen. Außerdem konserviert der die isolierte Blüte vollkommen anfüllende Nektar den Pollen und verhindert sein Auskeimen. Die Kultur des Pollens auf künstlichem Nährboden hat nachgewiesen, daß der Pollen in einer

dicken Flüssigkeitsschicht ohne genügende Luftzufuhr nicht auszukeimen vermag.

3. Die weiblichen und männlichen Organe der Blüte reifen gleichzeitig heran. Die Struktur der Blüte ist derartig, daß beim Aufplatzen der Staubbeutel der Pollen automatisch auf die Narbe derselben Blüte gelangt. Die Pollenkultur des Tschirtschikschen Kendyrs auf Zuckerlösung hat gezeigt, daß die Narbe eine Substanz enthält, die das Wachstum ihrer eigenen Pollenkörner stimuliert. Alle diese Bedingungen weisen darauf hin, daß der spontanen Selbstbestäubung nichts im Wege steht und zeugen davon, daß sie als vorwiegende Bestäubungsform erscheint.

4. Die grelle Rosafärbung der Kendyrblüten, ihr Duft und die Ausscheidung des süßen Nektars dienen zur Anlockung von Insekten. Die gewöhnlich auf der Narbe anwesenden 2 oder 3 Pollenhaufen statt 5 zeugen davon, daß das Insekt auf der Jagd nach dem Pollen trotzdem in den fest geschlossenen Staubblattkegel eindringt. Die stärkere stimulierende Wirkung der Narbe auf den fremden Pollen als auf den eignen spricht dafür, daß der auf die Narbe gelangte fremde Pollen schneller wächst, folglich mehr Aussicht auf Befruchtung hat als der eigene.

5. Der Kendyr gehört zu den Pflanzen, die eine große Anzahl kleiner Blüten aufweisen. Bei derartigen Pflanzen verrichten die Insekten, wie dies Henkels gezeigt, bei der Übertragung des Pollens von einer Blüte auf die andere desselben Individuums keine Kreuzbestäubung, sondern eine Selbstbestäubung. Die Wahrscheinlichkeit der Übertragung eines fremden Pollens wird noch dadurch herabgesetzt, daß die Vermehrung des Kendyrs auf vegetativem Wege vor sich geht und daß häufig eine ganze Gruppe seiner Sträucher eigentlich ein Individuum darstellt.

6. Zwecks exakterer Berechnung des Prozentsatzes der Kreuzbestäubung muß eine parallele Aussaat zweier Kendyrlinien vorgenommen werden, von denen die eine in einem Merkmal homozygot-rezessiv und die andere homozygot-dominant ist. Die Häufigkeit des dominanten Merkmals bei den Abkömmlingen der rezessiven Linie könnte den genauen Prozentsatz der Kreuzbestäubung des Kendyrs ergeben.

Literatur.

Beguinot A. und Belosersky N., Revisione monografica del genere *Apocynum* Linn. 1913.

Tschugunowa-Ssacharowa, Der Kendyr und die Wege der Lösung des staatlichen Kendyrproblems. 1933. Manuskript (russisch).

Borissow, Zur Erforschung der Biologie des Blühens und der Fruchtbildung des Kendyrs. Arbeiten des Instituts für neuen Rohbast **1** (1931) (russisch).

Berljand und Borissow, Zur Morphologie und Biologie des Kendyrs (*Apocynum sibiricum*). 1933. Ebenda (russisch).

Knuth, Über blütenbiologische Beobachtungen. Kiel 1893.

— — Christian Konrad Sprengel, Das entdeckte Geheimnis der Natur. Botanisch Jaarboek, 1—41 (1893).

— — Blütenbiologische Beobachtungen auf der Insel Capri. Botanisch Jaarboek, 42—107 (1893).

Henkels, Die Kreuz- und Selbstbefruchtung und die Vererbungslehre. Recueil des Travaux Botaniques Néerlandais **12,** 278 (1915).

Kirchner, O., Blumen und Insekten. Leipzig und Berlin 1911.

Woodson, R. E. J., Studies in the *Apocynaceae*. A critical study of the *Apocynoideae* (with special reference to the genus *Apocynum*). Annals of the Missouri Botanical Garden **17,** 1—212 (1930).

— — The dogbane roadside wead and future staple. Missouri Botanical Garden Bulletin, v. XVIII, Nr. 5 (1930).

Untersuchungen über sexuellen Dimorphismus der Gametophyten bei heterothallischen Laubmoosen.

Von **K. Dening.**

Mit 3 Abbildungen und 9 Kurven im Text.

(Aus dem Botanischen Institut der Universität Marburg a. d. Lahn.)

A. Einführung und Historisches.

1. Die Geschlechtsverhältnisse bei den Musci.

Die Zahl derjenigen Laubmoose, von denen wir auf Grund exakter Kulturexperimente mit Sicherheit wissen, daß sie haplodiözisch (= heterothallisch) sind, ist immer noch klein. Zuerst stellten El. und Em. Marchal (1906 und 1907) als solche einwandfrei fest: *Ceratodon purpureus* L., *Mnium hornum* L., *Bryum argenteum* L., *Bryum capillare* L., *Bryum caespititium* L., *Barbula unguiculata* Hedw. und *Barbula fallax* Hedw. Dazu kommt noch nach den Untersuchungen von Schweizer (1923) *Splachnum sphaericum* (Linn. fil.) Swartz. Unter den von Kniep (1929) aufgeführten, als auf experimentellem Wege als heterothallisch erwiesenen Laubmoosen hat sich durch Agarkulturen *Acaulon muticum* C. M. neuerdings als rhizautözisch herausgestellt (Woesler, A., 1933).

Bei der einwandfreien Untersuchung der Geschlechtsverhältnisse von Laubmoosen zwecks Feststellung der erblichen Fixierung des Geschlechts in den Sporen ist folgendes besonders zu beachten:

Von den drei wichtigsten bei den haplomonözischen (= homothallischen) Laubmoosen vorkommenden Fällen der Verteilung der Geschlechtsorgane, der Synözie (Antheridien und Archegonien in einem Stand), der Autözie (Antheridien und Archegonien in getrennten Ständen an einem Stämmchen) und der Rhizautözie (Antheridienstände und Archegonstände auf verschiedenen Stämmchen des gleichen Protonema), bietet der letztere Fall an Material aus der Natur die größte Schwierigkeit der Unterscheidung von der Haplodiözie (= Heterothallie). Einerseits kann nämlich die Auffindung rein männlicher und rein weiblicher Rasen im Freien nicht als Kriterium für Diözie genommen werden, da eventuell besondere Standortsverhältnisse das Auftreten nur einer Art

von Sexualorganen in einem Rasen ausgelöst haben könnten (Goebel 1928; Schratz 1928; Kniep 1929). Von Farnprothallien wissen wir, daß sie in Kultur in dichten Aussaaten nur Antheridien zeigen, trotzdem sie ihrer Geschlechtigkeit nach bestimmt zwittrig sind.

Andererseits brauchen Mischrasen beider Geschlechter eines Mooses kein Beweis für Rhizautözie zu sein, da ja am Fundort Protonemata aus geschlechtig verschiedenen Sporen durcheinander gewachsen sein können.

Die Rhizautözie könnte an Freilandmaterial zwar durch die Auffindung männlicher und weiblicher Stämmchen an gemeinsamen Protonema erkannt werden, wenn es nicht erstens rhizautözische Moose gäbe, deren Protonemafäden bereits vergangen sind, wenn die Stämmchen, die das Protonema bildete, die Sexualorgane zeigen, und zweitens nicht solche Formen vorkämen wie die Buxbaumiaceen, die zwischen Protonemafäden Anastomosen bilden, die eventuell auch das Fadenwerk von Pflanzen verschiedenen Geschlechts verbinden können (Goebel 1892; Dening 1929). Besonders in diesem letzten Fall wird die Unterscheidung von Diözie und Rhizautözie an Material aus der Natur zur Unmöglichkeit.

Die beiden heimischen *Buxbaumia*-Arten sind in der Tat durch Untersuchung von Freilandmaterial in den Ruf gekommen, rhizautözisch zu sein. Kniep (1929, S. 147 und 149) führt sie sogar (neben *Ephemerum serratum*) unter Außerachtlassung der Anastomosenbildung der Protonemata als Musterbeispiele für Rhizautözie an. Er hat jedoch keine eigenen Untersuchungen darüber angestellt, sondern bezieht sich auf Roth, Die europäischen Laubmoose (1904—1911). Wenn Greguß (1925) *Buxbaumia aphylla* für streng diözisch erklärt, so gründet sich diese Angabe ebenfalls nicht auf eigene Versuche, sondern auf die Tatsache, daß er dies aus Floren entnahm. Kniep (1929, S. 147) macht mit Recht darauf aufmerksam, daß die Laubmoosfloren nicht zwischen erblich bedingter Diözie und dem Vorkommen getrennter Rasen bei erblicher Zwittrigkeit unterscheiden. Beides wird gelegentlich schlechthin für Diözie erklärt.

2. Die Zwergmännchenfrage bei den Musci.

Gerade die heimischen *Buxbaumia*-Arten sind durch die Verschiedenheit ihrer Antheridien tragenden und ihrer Archegonien tragenden Stämmchen besonders interessant. Die Antheridienträger verdienen kaum den Namen „Stämmchen", bestehen sie doch, wie wir, seit Goebel (1892) sie erstmalig beschrieb, wissen, nur aus einem Zellfaden, der ein Blättchen trägt, das das einzige vorhandene Antheridium einhüllt.

(Es möge mir im folgenden gestattet sein, trotz dieser starken Reduktion den das Antheridium tragenden Faden + dem Antheridium + dem Blättchen als männliches Stämmchen zu bezeichnen, um die Einführung eines neuen Terminus für diesen unter den Musci einzig dastehenden Fall zu vermeiden.) Das vollentwickelte, Archegonien tragende Stämmchen ist sehr viel stattlicher. Die Größendifferenz zwischen dem männlichen und dem weiblichen Stämmchen zeigt in die Augen fallend die Fig. 2. Es läge nahe, für die männlichen Stämmchen den Ausdruck „Zwergmännchen" zu gebrauchen. Ich komme später noch eingehender darauf zu sprechen, weshalb das nicht geschehen ist (S. 84).

Die Sachlage betreffend das Zwergmännchenproblem bei den Laubmoosen ist zur Zeit äußerst verworren. Die Bezeichnung „Zwergmännchen" wird bei den Musci offenbar auf die verschiedensten Verhältnisse angewandt. So ist z. B. *Ephemerum serratum* (Abb. s. Goebel, 1. Bd., 1928, S. 162), wie der Verfasser an Hand eigener Präparate bestätigen kann, zweifellos rhizautözisch, also homothallisch. Die Antheridien tragenden Stämmchen bleiben jedoch an Größe hinter den Archegonien tragenden weit zurück. Es läge sehr nahe, hier von Zwergmännchen zu sprechen. Das ist zwar meines Wissens in diesem Fall nicht geschehen, wohl aber wird von Zwergmännchen gesprochen, wenn Archegonien tragende bzw. Sporogone tragende Pflänzchen aus Blattzellen Protonema regenerieren, das winzige Antheridien tragende Stämmchen erzeugt. Für solche Fälle ist offensichtlich der Ausdruck Zwergmännchen zuerst von Philibert (1833) gebraucht worden. Dieser Franzose fand die geschilderte Entstehungsweise der Antheridien tragenden Pflänzchen bei *Fissidens decipiens* de Not. Völlig ungeklärt ist die Entstehungsweise bei *Dicranum-* und *Leucobryum*-Arten, bei denen auch solche Antheridien tragenden Pflänzchen bekannt sind, die die Größe der Archegonien tragenden Stämmchen erreichen. Schließlich sollen Zwergmännchen auch bei bestimmten heterothallischen Arten aus besonderen, dafür prädestinierten Sporen hervorgehen, nach M. Fleischer (1900—1904).

Mit den Veröffentlichungen Fleischers (1900—1904, 1906—1908, 1920) über seine Beobachtungen an tropischen Laubmoosen trat das Zwergmännchenproblem überhaupt in ein neues Stadium. Es schien nach diesen Beobachtungen sicher, daß es unter den heterothallischen Laubmoosen Formen gibt, die einen so starken, sich besonders in der Winzigkeit der männlichen gegenüber den weiblichen Gametophyten äußernden sexuellen Dimorphismus zeigen, daß die Bezeichnung Zwergmännchen für die Antheridien tragenden Pflanzen passend erscheint.

3. Sexueller Dimorphismus bei Laubmoossporen.

Der sexuelle Dimorphismus schien bei diesen Formen sogar auf die Sporen überzugreifen und sich auch durch bedeutende Größendifferenz der die männlichen oder die weiblichen Pflänzchen liefernden Sporen bemerkbar zu machen.

Fleischer fand bei mehreren *Macromitrium*-Arten, bei *Schlotheimia Koningsbergeri* Flsch. und bei *Trismegistia Brauniana* Flsch., teils an lebendem Material aus der Natur, teils an Herbarmaterial, Antheridien tragende winzige Moospflänzchen zwischen und auf den Blättern der Sporogone tragenden Rasen oder Polster. Er nahm an, daß diese Pflänzchen das männliche Geschlecht derjenigen Rasen darstellen, auf deren Blättchen er sie fand, da Antheridien tragende Stämmchen, die die Größe der Sporogone tragenden Stämmchen dieser Moose erreichen, nicht bekannt waren. Da er einwandfrei nachweisen konnte, daß seine Zwergmännchen auf den Blättchen der weiblichen Pflanzen aus Moossporen hervorgegangen waren, so glaubte er den Nachweis der Heterothallie für seine Arten erbracht zu haben. In den Sporenkapseln von *Macromitrium Blumei* Nees und in denen der Gattung *Schlotheimia* Brid. fand er Sporen, die auffallend verschieden groß waren. Er glaubte in denjenigen, die seinen Zwergmännchen noch anhingen, die größeren aus dem Kapselinhalt wiederzuerkennen und demnach Anzeichen einer Heterosporie bei diesen Arten zu konstatieren, bei der die größeren Sporen die Zwergmännchen, die kleineren die stattlichen weiblichen Gametophyten hervorbringen sollten.

Für die ganze Erscheinung prägte er den neuen Terminus „Phyllodiözie“[1]). Die Angabe Fleischers, daß die Zwergmännchen aus den größeren Sporen hervorgehen, hält Correns (1928, S. 15) nicht für zwingend: „die Männchen könnten auch aus den kleineren Sporen hervorgehen, die aber beim Keimen so stark anschwellen, daß sie die Maße der ungekeimten größeren erreichen oder übertreffen. Ein solches Anschwellen der Sporen ist ja für viele Laubmoose [z. B. durch P. Janzen (1912) und Servettaz (1913)] bekannt und bei *Macromitrium* wurden ja nur gekeimte Sporen beurteilt, die noch an den Zwergmännchen hingen.“ Goebel (1928, S. 155 und 1930, S. 992) weist auf die Möglichkeit hin, daß das Auftreten von Zwergmännchen bei heimischen Laubmoosen durch Ernährungsverhältnisse bedingt sei. Speziell auf Fleischers Arbeiten eingehend, konnte er durch Aussaaten der Sporen

1) Später verschob Fleischer selbst die Bedeutung dieses Terminus und wandte ihn auch auf Fälle von Autözie an, bei denen Zwergmännchen auf Blättchen gefunden wurden (s. Schellenberg, 1920, S. 118).

von *Macromitrium Blumei* Nees Fleischers Angabe über die Heterosporie widerlegen: „Es keimten nur die großen Sporen (die keine Zwergmännchen lieferten), die kleinen keimten nicht, sie waren wahrscheinlich nur Kümmerformen, die plasmaleer oder plasmaarm sind." Jedoch bleibt auch nach Goebel unbekannt, ob die Sporen unter gleich günstigen Ernährungsbedingungen etwa auch männliche und weibliche Pflanzen verschiedener Größe ergeben, „die Sexualdifferenz selbst dürfte schon in den Sporen bedingt sein, damit ist aber noch nicht notwendig auch der sexuelle Dimorphismus gegeben". Correns und Schratz (Correns 1928, S. 15) erhielten bei *Macromitrium Blumei* Nees und *Schlotheimia Grevilleana* Mitt. in variationsstatistischen Kurven der Sporengröße zwar schwach zweigipflige Kurven. Ähnliche Kurven ergaben jedoch bei ihrer Methode auch andere, selbst gemischtgeschlechtige Laubmoose!

Meines Erachtens werden die theoretischen Schlußfolgerungen, die Fleischer aus seinen Beobachtungen zog, durch die Untersuchungen von Goebel und Correns-Schratz stark erschüttert. Immerhin haben Fleischers Angaben soviel Beachtung in der Literatur gefunden (Correns 1928; Goebel 1928; Wettstein 1924; Schellenberg 1920), daß, da sie bisher von niemand völlig widerlegt sind, eine weitere Nachprüfung der Verhältnisse notwendig erschien. Insbesondere sind Fleischers Veröffentlichungen — wenn nicht direkt, so doch indirekt — offenbar die Veranlassung zu der Arbeit von Greguß (1925) gewesen. Dieser Autor unterscheidet bei den Bryales: 1. Formen mit Isosporen — Sporen morphologisch nicht unterscheidbar — zwittrig. 2. Formen mit Homosporen — Sporen morphologisch nicht unterscheidbar, aber getrennt geschlechtig. 3. Formen mit Anisosporen — einer morphologischen Verschiedenheit der Sporen (Größe!) entspricht Getrennt-Geschlechtigkeit. Zur dritten Gruppe rechnet er die von Fleischer als heterospor angegebenen Arten. Den Ausdruck Heterosporie im Sinne Fleischers lehnt er ab, da dieser der bei den Farnen üblichen Nomenklatur entnommen sei, bei den Farnen aber die Mikro- und Makrosporen in verschiedenen Sporangien gebildet würden, während die Sporen verschiedener Größe bei den diözischen Moosen in der gleichen Kapsel entstünden. Die Arbeit dieses Verfassers stellt eine fast reine Literaturarbeit dar, gestützt ausschließlich auf die Beobachtung, daß es bei verschiedenen Moosen verschieden große Sporen in einer Kapsel geben kann.

Es muß noch erwähnt werden, daß vor den Fleischerschen Arbeiten die Ansicht vorherrschend war, die Zwergmännchen gingen nur aus Adventivprotonema Archegonien tragender Pflanzen hervor, — dann müßten die Zwergmännchen erzeugenden Moose also alle haplomonözisch

sein. Neuerdings glaubt Schratz (1928) für die Zwergmännchen von *Pogonatum aloides* und *Pogonatum nanum* in der Tat: „so gut wie es sich an Freilandmaterial nachweisen läßt" die Entstehung der Zwergmännchen aus sekundärem Chloronema erwiesen zu haben. Nach ihm gewinnt daher „die von verschiedenen Forschern vertretene Ansicht, daß dies auch für andere Zwergmännchen ausbildende Arten die Entstehungsweise sei, an Wahrscheinlichkeit, so in erster Linie für die von Philibert (1883) genauer beschriebenen Fälle der *Fissidens*- und *Camptothecium*-Arten".

Die Größe der keimfähigen Sporen einer Kapsel einer Moosart ist bei allen Bryineen in gewissen Grenzen Schwankungen unterworfen. Diese Tatsache kann ohne weiteres schon ersehen werden aus den Angaben der Sporengrößen in den Moosfloren. Man findet dort ganz allgemein Angaben wie etwa: Sporengröße 20—25 μ. Verantwortlich für diese Größenunterschiede können die verschiedensten Umstände sein:

1. Äußere Bedingungen.

Die Sporen der Musci werden gebildet im Inneren des Sporensacks der Theca, durch die Tetradenteilung der Sporenmutterzellen. Die Bedingungen der Sporenbildung in diesem Raum, dem Sporensack, sind keine gleichmäßigen. Einmal sind die Sporenmutterzellen schon von verschiedenen Ausmaßen (s. die sehr genauen Abbildungen von Wenderoth 1931, S. 380, Fig. 52 und 54). Damit ergibt sich natürlich auch eine Größendifferenz für ihre Abkömmlinge, die Einzelsporen der Tetrade. Durch Zufälligkeiten bei der Tetradenteilung wird sicherlich auch unter den Angehörigen einer Tetrade ein Größenunterschied hervorgerufen werden können. Besonders aber ist ja bekannt, daß die jungen, eben aus der Reduktionsteilung hervorgegangenen Sporen bis zu ihrer völligen Reife innerhalb der Mooskapsel noch ganz erheblich wachsen (Wenderoth 1931, S. 381, Fig. A—L). Die Wachstumsbedingungen werden nun verschieden sein, je nachdem die betreffende Spore auf der besser oder schlechter belichteten Seite der Kapsel liegt (Assimilation), ob sie nahe an der inneren oder äußeren Sporensackwandung (Nährstoffzufuhr) oder ganz im Inneren des Sporensacks, endlich, ob sie nahe der Apophyse oder nahe dem Deckel liegt (Nährstoff- und Wasserzufuhr). Da alle diese Gesichtspunkte für haplomonözische wie für haplodiözische Moose Geltung haben, so ist zu erwarten, daß sich Größendifferenzen der Sporen sowohl bei den einen wie bei den anderen finden. Das ist in der Tat auch der Fall. Es bestünde sogar die Möglichkeit, daß unter dem Einfluß zweier oder mehrerer der angeführten, die Sporengröße beeinflussenden Bedingungen die Zuordnung zu verschiedenen Größenklassen erfolgte, so daß variationsstatistische Untersuchungen zwei- oder mehrgipflige

Kurven ergeben würden. Das müßte dann auch bei haplomonözischen Arten in Erscheinung treten. Die zweigipfeligen Kurven von Correns-Schratz für haplomonözische Formen könnten so ihre Erklärung finden. Die obigen Erwägungen machen also die Herstellung variationsstatistischer Kurven auch für haplomonözische Arten zur Bedingung, wenn man aus solchen Kurven bei haplodiözischen Arten Schlüsse ziehen will.

Ganz besonders möchte ich darauf aufmerksam machen, daß sich bei allen von mir untersuchten Laubmoosen außer den lebenden Sporen auch zahlreiche offensichtlich tote fanden. Diese sind wahrscheinlich während des Wachstums in der Kapsel abgestorben, aus welchen Gründen immer, mag dahingestellt bleiben. An Material aus der Natur sind sie mit dem Mikroskop leicht genug zu erkennen. Sie sind deformiert, zeigen keine erkennbaren Chloroplasten und entsprechen ihrer Größenordnung nach im allgemeinen den kleineren lebenden Sporen derselben Kapsel. Dann kämen auch:

2. Innere Ursachen

in Frage. Hier möchte ich auf die Möglichkeit einer Größendifferenz der Bryineensporen einer Kapsel bei Bastarden verschiedener Rassen oder Sippen einer Moosart zu sprechen kommen. Correns vermutet (1928, S. 152) als Ursache der Zweigipfeligkeit seiner variationsstatistischen Kurven: „vielleicht gibt es aber Sippen, die sich in der mittleren Sporengröße unterscheiden". Wettstein (1924, S. 91) hat dafür sogar den Nachweis erbracht. Er fand zwei Sippen von *Funaria hygrometrica*, deren häufigste Sporengröße sich in Häufigkeitskurven deutlich unterschieden. Die Sporen der Bastardsporophyten zeigten in variationsstatistischen Kurven zwei Gipfelpunkte: Es war bei der Reduktionsteilung eine Aufspaltung nach der Sporengröße erfolgt. Die häufigste Sporengröße erscheint also erblich gegeben, mag sie auch außerdem noch durch die vorher genannten äußeren Bedingungen in gewissen Ausmaßen veränderlich sein. Da es sich bei *Funaria hygrometrica* um ein haplomonözisches Moos handelt, kommt hier natürlich ein Zusammenhang zwischen Größe und Geschlecht der Sporen nicht in Frage.

Ein solcher Zusammenhang ist aber bei den heterosporen Farnen mit Sicherheit zu konstatieren. Es muß dahingestellt bleiben, ob bei den heterosporen Filicinen das erblich festgelegte Geschlecht die Sporengröße oder umgekehrt die Sporengröße, die von Ernährungsbedingungen abhängig sein könnte, das Geschlecht bestimmt. Die letztere Möglichkeit hat einige Wahrscheinlichkeit für sich, da eine Verteilung von Geschlechtsrealisatoren bei den heterosporen Farnen bestimmt nicht durch die Te-

tradenbildung erfolgt. Letzteres hat bei den Laubmoosen einige Aussicht der Fall zu sein, wenn wir bei ihnen die gleichen Verhältnisse annehmen, die bei Lebermoosen (Allen 1917; Douin 1919; Lorbeer 1927) sichergestellt sind. Bei den haplodiözischen Lebermoosen (Typ *Sphaerocarpus*) wird das Geschlecht der Sporen nämlich bei der Tetradenbildung festgelegt in der Weise, daß zwei Sporen der Tetrade die Fähigkeit, männliche Pflanzen zu liefern, und zwei Sporen der Tetrade die, weibliche Pflanzen zu erzeugen, erhalten. Leider liegen die Möglichkeiten, dies bei den Laubmoosen durch Tetradenanalyse nachzuprüfen, sehr schwierig, da die reifen Sporen bei ihnen durch Wachstum mehr oder weniger kugelig geworden sind und kein Zusammenhang der Einzelsporen der Tetrade mehr besteht. Diplodiözie ist bei den Laubmoosen nach den Marchalschen Versuchen und allen, was seitdem bekannt geworden ist, unwahrscheinlich. Die Sporophyten der haplodiözischen Moose haben nach den Marchalschen Versuchen zwitterige Eigenschaften. Wir dürfen also wohl auch ohne Geschlechtsanalyse der Tetraden mit Wettstein (1924, S. 223) als sicher annehmen, daß die Reduktionsteilung die Geschlechtstrennung bewirkt. Gestützt wird diese Voraussetzung für das Folgende besonders durch Heitz (1928, S. 813), der für zwei Laubmoose nämlich für *Mnium punctatum* L. und *Ceratodon purpureus* Brid. Geschlechtschromosomen nachgewiesen oder zum mindesten wahrscheinlich gemacht hat. Vorausgesetzt, daß die Befunde von Heitz sich weiterhin zu einer Allgemeingültigkeit für Laubmoose bestätigen, würde die obige Ansicht Wettsteins zu folgendem Gedankengang berechtigen über den grundlegenden Unterschied der Bestimmung des Geschlechts in den Sporen der heterosporen Farne und der haplodiözischen Laubmoose: Während wir bei den Farnen Mikrosporentetraden mit vier männlichen Sporen und Makrosporentetraden mit vier weiblichen Sporen finden, müßten wir, läge Heterosporie bei heterothallischen Laubmoosen vor, bei ihnen zwei männliche und zwei weibliche Sporen und damit also zwei Großsporen und zwei Kleinsporen in einer Tetrade vereinigt finden. Eine solche Form der Heterosporie ist weder aus den Pflanzen-, noch aus dem Tierreich meines Wissens bekannt geworden. Sie würde daher, wenn sie bei den Laubmoosen festzustellen wäre, von hohem Interesse sein.

Zusammenfassend wäre also festzustellen:

1. daß der Ausdruck Zwergmännchen bei den Musci im allgemeinen ohne scharfe Definition auf alle solche Fälle angewendet worden ist, in denen Antheridien an Stämmchen erschienen, die sich deutlich durch ihre geringe Größe von den Archegonien tragenden Stämmchen unter-

schieden, ohne daß jedoch Rücksicht genommen wurde auf die genetischen Verhältnisse;
2. daß bei kaum einem Moos die Entwicklungsgeschichte der Zwergmännchen in genetischer Beziehung einwandfrei geklärt ist und
3. daß die Angaben verschiedener Autoren über den Zusammenhang zwischen Sporenverschiedenheit und sexuellem Dimorphismus der Gametophyten bei heterothallischen Laubmoosen bisher mangels genügender experimenteller Untersuchungen noch völlig in der Luft hängen.

B. Problemstellung.

Nach Feststellung dieser Sachlage machte sich der Verfasser zur Aufgabe, die Zwergmännchenfrage und die damit verquickte Frage der Heterosporie bei Laubmoosen zu klären:

1. Durch Nachprüfung der Verhältnisse bei *Macromitrium Blumei* Nees, derjenigen Art, deren angebliche Heterosporie bisher die meiste Beachtung gefunden hat.
2. Durch Feststellung der Geschlechtsverhältnisse bei *Buxbaumia aphylla* L., einer Form, die sich, wie seit Goebels Entdeckung (1892) bekannt, durch äußerst winzige, Antheridien tragende Stämmchen auszeichnet.
3. Durch variationsstatistische Untersuchungen der Sporengröße verschiedener Laubmoose: a) homothallischer, b) heterothallischer, c) solcher mit Gametophyten unbekannter Geschlechtsverhältnisse, bei denen Zwergmännchen bisher unbekannter Entstehung vorkommen.

C. Untersuchungen.

1. Nachprüfung der Geschlechtsverhältnisse bei *Macromitrium Blumei* Nees.

In seiner Veröffentlichung: Über die Entwicklung der Zwergmännchen aus sexuell differenzierten Sporen bei den Laubmoosen (Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. 1920) legt Fleischer neben *Trismegistia-* und *Schlotheimia*-Arten ganz besonderen Nachdruck auf *Macromitrium Blumei* Nees, während er in der Flora von Buitenzorg außerdem als „phyllodiözisch" (hier noch im gleichen Sinne wie bei *Macromitrium Blumei* Nees) *Macromitrium Miqueli* Mitt., *Macromitrium salakanum* C. M., *M. pungens* Mitt., *M. celebense* Par., *M. angustifolium* Dz. et Mk., *M. Braunii* C. M., *M. longicaule* C. M., *M. cuspidatum* Hpe. und *M. elongatum* Dz. et Mk. anführt. *Macromitrium Blumei* ist daher auch wohl von den verschiedenen Verfassern besonders beachtet worden. Es wäre sehr naheliegend gewesen, die Sporenaussaatversuche, die Goebel mit diesem Moos vornahm, zu wiederholen und auszubauen bis zu einem abso-

ut einwandfreien Resultat, d. h. bis zur Erzielung der Geschlechtsorgane an den Stämmchen. Ebenso reizvoll wäre eine Nachprüfung der variationsstatistischen Untersuchungen von Correns-Schratz, die mit totem

Fig. 1. Ein von der kriechenden Hauptachse aufstrebender, starker, verzweigter Ast von *Macromitrium Blumei* Nees, mit einem älteren Sporogon (Seta gekürzt), einem jungen von den Perichaetialblättern verhüllten Sporogon und zwei Antheridienständen bei ○ und bei +. Der letztere bei + wurde freipräpariert. Vergr. 21 : 1. Die Zeichnungen wurden unter Benutzung des Abbeschen Zeichenapparates hergestellt.

Material arbeiteten (s. a. S. 75), an lebendem Sporenmaterial gewesen. Lebendes Material des Mooses war leider für micht nicht zu erreichen, wohl aber konnte ich sehr gutes Herbarmaterial aus dem von Max Fleischer selbst herausgegebenen Exsikkatenwerk Musci Archipelagi Indici, das sich im Besitz des Marburger Botanischen Instituts befindet,

einer Untersuchung unterziehen. Das Herbarmaterial wurde nach Durchfeuchtung mit Alkohol in Wasser zum Quellen gebracht oder auch durch Aufkochen in Milchsäure in die natürliche Form und Gestalt überführt. Endlich wurden auch Stückchen des Untersuchungsmaterials durch Kochen in Chloralhydratlösung durchsichtig gemacht. Das so zubereitete Material wurde dann unter dem binokularen Präpariermikroskop durchsucht.

Die von Fleischer als solche beschriebenen Zwergmännchen sind leicht und in reichlicher Menge aufzufinden. Sie bieten gegenüber der Fleischerschen Beschreibung und seinen Abbildungen nichts Neues.

Wohl aber führte die genaue Durchmusterung des Materials zu einer Entdeckung, die ein Experimentieren mit lebenden Kulturen oder Sporen von *Macromitrium Blumei* für die Lösung meiner Fragen überflüssig machte.

Zunächst möchte ich den morphologischen Aufbau dieses Mooses nach den mir vorliegenden Exemplaren schildern:

Auf einer dem Substrat im lebenden Zustand offensichtlich anliegenden Hauptachse erheben sich zahlreiche von der Unterlage fortstrebende Äste. Nahe der auf dem Substrat fortwachsenden Spitze der Hauptachse sind allein unverzweigte Äste vorhanden. Dann folgt an der Achse eine Region mit schwach verzweigten Ästen, zwischen denen sich auch einige kurze, unverzweigte eingestreut finden. Noch weiter von der Hauptachsenspitze entfernt, am älteren Teil der kriechenden Achse, streben dann ziemlich stark verzweigte und dadurch bäumchenartig werdende Äste empor. Auch zwischen diesen fehlen die kürzeren, unverzweigten Äste nicht. Nur an bereits verzweigten Ästen finden sich die Sporogone verschiedener Altersstufen.

Die Sporogone tragenden Äste besitzen nun kleine Seitenzweige mit Antheridienständen. Als wirkliche Seitenzweige ließen sie sich durch Abpräparieren der ihre Ansatzstelle am Ursprungsast verdeckenden Blätter leicht erkennen. Sie sind in ihrem Achsenteil ebenso dick wie Archegonien tragende oder sterile Zweiglein des Mooses. Auch in ihrer Beblätterung unterscheiden sie sich nicht von diesen. Eine Verwechslung mit den von Fleischer festgestellten winzigen Zwergmännchen ist ausgeschlossen. Die Auffindung an lebendem Material oder an nicht durchsichtig gemachtem Herbarmaterial dürfte sehr schwierig sein. In mit Chloralhydrat durchsichtig gemachten Präparaten fielen die Antheridien durch ihre rotbraune Färbung auf. Sie waren an meinem Material, wie aus dem Vorhandensein der verschiedenen älteren und jüngeren Entwicklungsstadien der Sporophyten von vornherein wahrscheinlich war, bereits entleert. Jeder Antheridienstand enthält etwa 20 Antheridien

und einige hyaline Paraphysen. Die Fig. 1 zeigt einen starken, aufrechten Ast der auf dem Substrat liegenden Hauptachse von *Macromitrium Blumei* Nees mit einer alten, bereits entdeckelten Kapsel, einem jungen, noch in der Haube steckenden und von Perichaetialblättern umgebenen Sporogon und bei + und ○ zwei Antheridienstände. Der Antheridienstand bei + wurde unter dem Präpariermikroskop von den ihn einhüllenden Blättern frei gemacht. Diese Antheridienstände fand ich nur an den stärkeren, älteren, mehrfach verzweigten Ästen der kriechenden Hauptachse. Die schwächeren Zweige tragen nur Archegonstände bzw. Sporogone. Die Zeichnung wurde nach einem Dauerpräparat in Glyzeringelatine mit Hilfe eines Mikroskops und eines Abbeschen Zeichenapparats angefertigt.

Selbstverständlich ist, daß ich nicht unterließ, das mir vorliegende Material, trotzdem die Entnahme aus den Musci Archipelagi Indici ja bereits eine gewisse Gewähr für die Identität mit dem von Fleischer bearbeiteten bot, nach den Angaben von Fleischer in „Musci der Flora von Buitenzorg", 2. Bd., 1902—1914 sorgfältig nachzubestimmen. Es zeigte sich in jeder Beziehung völlige Übereinstimmung.

Fleischers Schluß, daß die von ihm gefundenen Zwergmännchen die männlichen Stämmchen der nach ihm heterothallischen Arten seien, „da bei den *Macromitrium*-Arten, wenigstens bei den mir (Fleischer) bekannten, keine männlichen Pflanzen von normaler Größe vorkommen" (Fleischer 1900—1904, 2. Bd., S. 427 und 1920, S. 87), erweist sich also für *Macromitrium Blumei* Nees als Trugschluß:

Normal große männliche Pflanzen sind deswegen nicht zu finden, weil *Macromitrium Blumei* Nees homothallisch (autözisch) ist.

Als monözisch führt Fleischer selbst übrigens drei *Macromitrium*-Arten auf: *M. Reinwardti* Schwgr., *M. fasciculare* Mitt., *M. Zimmermanni* Fl. Es ist also erstaunlich, daß er in seinen Überlegungen diese Möglichkeit für *Macromitrium Blumei* Nees nicht mit eingeschlossen zu haben scheint.

Mit der Erkenntnis, daß das Moos homothallisch ist, wird natürlich die Annahme Fleischers, *M. Blumei* besäße sexuell differenzierte Sporen, bei denen dem sexualphysiologischen Unterschied ein morphologischer Unterschied bezüglich der Größe entspräche, völlig hinfällig. Daß das Vorkommen zweier verschieden großer Sporensorten bei diesem Moos nicht mit deren sexualphysiologischer Verschiedenheit zusammenhängt, war schon nach den Goebelschen Keimungsversuchen mit den Sporen äußerst wahrscheinlich (s. S. 61). Nachdem nun *Macromitrium Blumei* Nees als haplomonözisch (autözisch) erkannt ist, entfällt auch der letzte Grund für die Fleischersche Annahme, daß das Moos heterospor sei.

Was stellen nun die auch an meinem Material reichlich vorhandenen Zwergmännchen Fleischers dar? Die immerhin bei den gegebenen Verhältnissen doch vorhandene Möglichkeit (Material aus der Natur, aus den Tropen, in denen, wie bekannt, epiphylle Laubmoose zu Hause sind), daß es sich um Sporen irgendeines fremden Mooses handeln könnte, das fakultativ oder gewohnheitsmäßig epiphyllisch lebt, darf man angesichts der großen Formenkenntnis Fleischers wohl ausschließen. Versuche, etwaige Zweifel in dieser Richtung durch Vergleich der Blattzellnetze der normal großen *Macromitrium*-Pflanzen und der Zwergmännchen zu klären, sind aussichtslos. Während eine auffällige Gleichheit der Zellnetze einen Schluß zugelassen hätte, erlaubt die tatsächlich vorhandene große Verschiedenheit keinen solchen. Sie könnte sehr wohl auch durch Ernährungsbedingungen hervorgerufen sein. Wenn es sich bei den Zwergmännchen von *M. Blumei* um einen fremden Epiphyten handelte, wäre zu erwarten, daß sich neben den männlichen Zwergpflänzchen auch solche weiblichen Geschlechts fänden. Das ist zwar bei einem anderen nach Fleischer phyllodiözischen Moos, nämlich bei *Trismegistia Brauniana* Flsch. der Fall (Fleischer, M., 1920, S. 90, Fig. 3 und 5), nicht aber bei *Macromitrium Blumei*. Eine endgültige Lösung der Frage wäre nur durch Kulturexperimente möglich. Am schnellsten und sichersten würde voraussichtlich der Versuch zum Ziele führen, aus Teilen der Zwergmännchen Regenerate heranzuziehen. Wenn diese Regenerate über das Protonemastadium hinaus zur Stämmchenbildung geschritten sind, wird sich, wie ich vermuten möchte, zeigen, daß dies Protonema unter günstigeren Bedingungen als auf den Blättern der normal großen Pflanzen, selbst normal große Pflanzen zu erzeugen vermag, ebenso wie sämtliche keimenden Sporen des Mooses in den Goebelschen Versuchen. Diese Versuche, die Zwergmännchenbildung als eine ernährungsphysiologische Erscheinung (Kümmerformen) nachzuweisen, konnte ich leider wegen Mangels lebenden Materials nicht in Angriff nehmen.

Von den anderen *Macromitrium*-Arten, die nach Fleischer gleiche oder ähnliche Verhältnisse zeigen sollen, wie er sie für *Macromitrium Blumei* Nees schilderte, wurden von mir folgende einer Musterung unterzogen: *Macromitrium Braunii* C. Müller, *M. pungens* Mitt., *M. salacanum* C. Müller, *M. angustifolium* Dz. et Mb. und *M. celebense* Par. Das Material, das ich ebenfalls den Fleischerschen Musci Archipelagi Indici entnahm, war leider bei diesen Arten äußerst spärlich. Nur diesem Umstande schreibe ich es zu, daß ich an ihm nicht den gleichen Erfolg hatte wie bei *Macromitrium Blumei*.

2. Feststellung der Geschlechtsverhältnisse bei *Buxbaumia aphylla* L.

a) Methodik.

Der Verfasser beschäftigt sich seit 1926 damit, die Frage nach den Geschlechtsverhältnissen bei *Buxbaumia aphylla* durch Experimente mit Agarkulturen des Mooses zu lösen. Die ersten Versuche schlugen fehl, weil bei der bei diesem Moos erforderlichen langen Zeit der Kultur infolge Infektion insbesondere mit Algen und Bakterien die erzielten Protonemata vorzeitig eingingen. Die Algen und Bakterien werden durch Poduriden, die auch Wettstein (1924) als für seine Versuche störend mehrfach erwähnt, leicht von einer Kultur zur anderen verschleppt, falls man als Kulturgefäße Petrischalen verwendet. Bei der Kleinheit der Stämmchen meines Mooses waren aber andere Kulturgefäße, wie etwa Reagenzgläschen und Erlenmeyerkölbchen nicht praktisch, da sie nicht die gleich günstige Möglichkeit der ständigen Kontrolle unter dem binokularen Präpariermikroskop boten, wie Petrischalen. Seit September 1931 wandte ich folgendes, zum Erfolg führendes Kulturverfahren an:

Es wurden aus in sterilem Leitungswasser abgewaschenen, unter dem Mikroskop von etwa anhaftenden Sporen oder Protonemastückchen befreiten männlichen (Antheridien tragenden) Stämmchen und aus ebenso behandelten Stückchen bereits Sporogone tragender weiblicher Stämmchen auf sterilem, 2%igem Agar Stecklingskulturen angelegt. Ich benutzte sterile Petrischalen von 10 cm Durchmesser und 2 cm Tiefe. Als Nährlösung verwandte ich die von Hugo Fischer abgeänderte Nährlösung nach Arthur Meyer (Fischer, H., 1911).

Diese mit ♂? und ♀? bezeichneten Kulturen wurden nach den vermutlichen Geschlechtern getrennt, zu je 5 oder 6 Stück unter sterile Glasglocken von 11 cm Durchmesser gesetzt, die in einem Petrischalendeckel von 15 cm Durchmesser standen. Diese, die als Untersatz für die Glasglocken dienten, wurden vorher mit einer Schicht mit etwas Kupfersulfatlösung geringer Konzentration getränkter Watte ausgelegt. Die Watteschicht erlaubte, wie die Erfahrung zeigte, einen genügenden Austausch der Innen- mit der Außenluft, um die zum Gedeihen des Protonema erforderliche Assimilation zu gewährleisten, während die Kupfersulfatlösung die Einwanderung von Algen bzw. deren Einschleppung durch Poduriden verhinderte. Die Kulturpetrischalen standen auf kleinen, mit sterilem destillierten Wasser angefüllten Schälchen, einmal, um sie von der Kupfersulfatlösung fernzuhalten, weiterhin, um unter der Glocke eine mit Wasserdampf gesättigte Atmosphäre zu erhalten, die ein Schrumpfen und Austrocknen des Agar-Nährbodens verhindern sollte. Nachdem von den saubersten Stellen der Regenerate vier- bis fünfmal

neue Stecklingskulturen auf frischem sterilen Agar angelegt waren, war der größte Teil der Kulturen soweit rein von Bakterien und Algen, die dank der Kupfersulfatlösung in der Watteunterlage der Glocken nicht mehr von Poduriden neu eingeschleppt werden konnten, daß sie in der überwiegenden Mehrzahl gut gediehen.

Das lebende Material zu diesen Regeneratkulturen stammte z. T. direkt aus der Natur der Marburger Umgebung, z. T. auch aus früher angelegten Sporenaussaaten des Mooses auf dem gleichen Agarnährboden wie vorher beschrieben. Von Einsporkulturen des Mooses wurde abgesehen, da sie erst nach äußerst langer Zeit einen Erfolg versprachen, den ich mit Regeneraten bei gleicher Überzeugungskraft des Endergebnisses schneller erzielen konnte.

b) Untersuchungen.

Es blieben mir bei Abschluß meiner Arbeiten von den ursprünglichen Kulturen 21 ♂? und 27 ♀?. Von diesen brachte zunächst eine ♂? Kultur am 2. Oktober 1932 das erste, Antheridien tragende Stämmchen hervor. Bis heute entwickelten von den verbliebenen 21 ♂? Kulturen insgesamt 17 Kulturen Antheridien tragende Stämmchen, und zwar ausschließlich solche. Von den verbliebenen 27 ♀? Kulturen bildeten bisher 4 Stück Archegonien tragende Stämmchen, und zwar ebenfalls ausschließlich solche. Die übrigen Kulturen sind bisher steril geblieben.

Ich möchte noch darauf hinweisen, daß die Kulturen auf der ebenen Agarfläche unter dem Präpariermikroskop leicht kontrollierbar sind, da es eine Eigentümlichkeit des Mooses ist, seine Stämmchen am Protonema einzeln zu entwickeln, also keine Polster zu bilden. Es ist also ausgeschlossen, daß mir etwa Stämmchen des anderen Geschlechts in einer Kultur dadurch entgangen sein könnten, daß sie durch dichtes Beieinanderstehen verdeckt waren.

Da die Regenerate aus Stücken, die ihre Potenz, männliche Organe hervorzubringen, schon erwiesen hatten, in so zahlreichen Fällen immer nur männliche Stämmchen erzeugten, während die unter gleichen Bedingungen gehaltenen Regenerate aus Stücken, deren Fähigkeit weibliche Organe zu erzeugen, bekannt war, immer nur weibliche Stämmchen erzeugten, darf ich mit Sicherheit annehmen, daß das Geschlecht, das die Regeneratkulturen durch ihre Stämmchenbildung jeweils anzeigten, bereits in dem Ausgangssteckling der betreffenden Kultur erblich fixiert war und damit — nach all unseren Erfahrungen an anderen Laubmoosen — auch bereits in den Sporen, aus denen die benutzten Stecklinge letzten Endes hervorgegangen waren. Es dürfte mit dem Erfolg meiner Kultur ein

genügender Beweis für die Heterothallie von *Buxbaumia aphylla* L. erbracht sein. Goebel, den ich als Entdecker der männlichen Stämmchen bereits hervorhob, hat der Frage nach der Homothallie oder Heterothallie bei den Buxbaumien keine besondere Beachtung geschenkt. Er nennt zwar (1892, S. 92) das Moos diözisch. In der damals üblichen Sprechweise heißt das jedoch nur, daß die männlichen bzw. weiblichen Geschlechtsorgane auf getrennten Stämmchen zur Entwicklung kommen (s. auch Ruhland in Engler-Prantl, 2. Aufl., 10. Bd., S. 59). Goebels Sporenaussaaten auf sterilisierter Walderde vom natürlichen Standort des Mooses waren auch wohl für die Lösung der vorliegenden Frage ungeeignet. Auch scheint mir Goebel (1930, S. 991 und 992) der Ansicht zuzuneigen, daß *Buxbaumia* monözisch im genetischen Sinne (= haplomonözisch, rhizautözisch) sei. Er bespricht nämlich an dieser Stelle unter der Überschrift: „Sexuelle Dimorphismen" in zwei direkt aufeinanderfolgenden Sätzen die Verhältnisse bei *Buxbaumia* und dem ihm als haplomonözisch bekannten (vgl. seine Fig. 498, 499) *Ephemerum*. An der eben erwähnten Stelle weist Goebel nachdrücklich auf den Größenunterschied der männlichen und der weiblichen Stämmchen hin. Ich halte es für unumgänglich, an dieser Stelle den Größenunterschied für *Buxbaumia aphylla* durch eine Abbildung des männlichen und des weiblichen Stämmchens in gleichem Vergrößerungsmaßstab noch besonders hervorzuheben (Fig. 2). Mir schien das um so erwünschter, als die Goebel-

Fig. 2. Bei gleicher Vergrößerung (138 : 1) links ein weibliches Stämmchen, rechts ein männliches Stämmchen von *Buxbaumia aphylla* L. Die dargestellten Pflänzchen entsprechen den Durchschnittsgrößen. Das weibliche Stämmchen trug drei fast reife Archegonien (in der Abbildung durch Blätter verdeckt).

schen Figuren (1892, Tafel VIII), die sich auf *Buxbaumia indusiata* Brid. beziehen[1]), für das weibliche Stämmchen keinen Vergrößerungsmaßstab angeben und seine Zeichnung nur ein relativ schwaches weibliches Stämmchen darstellt, das nur ein einziges Archegon trug. Meine Abbildung (Fig. 2) zeigt bei gleicher Vergrößerung (207 : 1) links ein weibliches Stämmchen, rechts ein männliches Stämmchen von *Buxbaumia aphylla* L. Das weibliche Stämmchen trug drei fast reife, in der Zeichnung durch Blätter verdeckte Archegonien.

Die Figur wurde mit Hilfe des Mikroskops unter Benutzung des Abbeschen Zeichenapparates hergestellt. Während das männliche Stämmchen des Mooses gewöhnlich nur ein Blatt und ein Antheridium erzeugt (Ausnahmen s. Dening 1929, Fig. 41 und 42), zählte ich an weiblichen Stämmchen bis zu 20 Blättchen und bis zu 5 Archegonien. Die mittlere Länge der männlichen Stämmchen war 0,172 mm, die der weiblichen, bereits Archegonien tragenden, 0,53 mm, wenn das weibliche Stämmchen ein Sporogon trägt, sogar 3 mm.

Die männlichen Stämmchen können gegenüber den weiblichen also durchaus als zwerghaft angesprochen werden. Wenn der sexuelle Dimorphismus an den Stämmchen deutlich genug in die Augen fällt, so ist doch nicht das gleiche an den beiden nach meinen obigen Kulturversuchen getrenntgeschlechtigen Protonemata der Fall. Ich konnte weder Größenunterschiede zwischen den Zellen des männliche und des weibliche Stämmchen erzeugenden Protonema konstatieren, noch unterschieden sich die Geschlechter in ihrer Wachstumsweise und der Ausbreitung auf dem Substrat. Beide Geschlechter des Protonema breiteten sich in den Petrischalen gewöhnlich über die ganze Oberfläche des Agars bis zum Schalenrande hin aus. Insofern wäre also die Bezeichnung „Zwergmännchen" nicht auf die ganze Pflanze (Stämmchen + Gesamtprotonema aus einer Spore) zu verwenden, sondern ausschließlich auf das männliche Stämmchen.

Die lange Zeit, in der ich an den gut gedeihenden Regeneraten noch auf das Auftreten der Stämmchen warten mußte, hatte mich auf den Gedanken gebracht, daß die Anastomosen des Protonema sexualphysiologisch irgendwie von Bedeutung sein könnten, wenn sie sich etwa zwischen Protonemata verschiedenen Geschlechts bildeten. Es wurde an die Möglichkeit gedacht, daß die Anastomosen Wege für den Aus-

1) Die von Goebel (1892, Taf. VIII) übernommene Abbildung in Engler, A. und Prantl, K. (1924, 10. Bd., S. 60, Fig. 63) ist dort irrtümlich bezeichnet: männliche Zwergpflänzchen von *Buxbaumia aphylla* Haller. Es müßte heißen: *Buxbaumia indusiata* Brid.

tausch sexueller Reizstoffe sein könnten, durch die die Bildung der Stämmchen und der Sexualorgane erst ausgelöst würde.

Ich legte daher auch eine Serie Kulturen an, in denen ♂? und ♀? Regenerate in einer Schale wachsend sich durch Anastomosen verbinden konnten. Die erwarteten Anastomosen traten auch auf, aber die Stämmchen erschienen nicht schneller als bei den rein ♂ oder ♀ Kulturen. Diese Versuche wurden ja auch dadurch überholt, daß die voneinander isoliert wachsenden ♂? und ♀? Regenerate ihr wahres Geschlecht durch Entwicklung von Stämmchen mit Sexualorganen zeigten. Ich wollte diese in ihrem Ergebnis negativ ausgefallenen Versuche nur deswegen nicht unerwähnt lassen, weil die Anastomosenbildung am Protonema von Laubmoosen bisher nur als eine Eigentümlichkeit der Buxbaumiaceen-Protonemata bekannt ist, über deren Bedeutung keine Klarheit herrscht, und sie an Freilandmaterial wahrscheinlich verschiedenen Autoren Rhizautözie vorgetäuscht haben. Da eine sexualphysiologische Bedeutung nach obigem Ergebnis nicht in Frage kommt, dürfte die Bedeutung dieser auffälligen Erscheinung auf ernährungsphysiologischem Gebiet zu suchen sein.

Aus den Seten junger Sporogone von *Buxbaumia aphylla* erzielte ich in Kulturen, die in gleicher Weise, wie oben beschrieben, angelegt wurden, durch Regeneration Protonemafäden. Ich kann also Wettsteins Angabe über die Regenerationsfähigkeit des Sporophyten von *Buxbaumia aphylla* L. durchaus bestätigen. Die Regenerate hielt ich 4 Wochen lebend. Dann gingen sie mir leider, ebenso wie Wettsteins Sporophytregenerate dieses Mooses das getan hatten, doch ein. Es würde von besonderem Reiz sein, zu beobachten, ob und in welcher Form der Dimorphismus der haploiden männlichen und weiblichen Stämmchen am diploiden, wohl sicher zwittrigen Regenerat in Erscheinung treten würde. Da diese Frage jedoch nur eine lose Verbindung mit dem eigentlichen Problem hat, wurde sie nach den zeitraubenden, mit Mißerfolg endenden Versuchen schließlich aufgegeben.

3. Variationsstatistische Untersuchungen der Sporengröße verschiedener homothallischer und heterothallischer Laubmoose, sowie solcher Laubmoose, bei denen Zwergmännchen bisher unbekannter Entstehung vorkommen.

a) Methodik.

Ein etwa vorhandener sexueller Dimorphismus der Sporen, der seinen Ausdruck in der Größe der Sporen fände, ist bei den Laubmoosen bestimmt nicht so groß, daß er, wie etwa bei den heterosporen Farnen, ohne weiteres in die Augen fiele. Vielleicht aber würde die Häufigkeit in verschiedenen, wenn auch nahe beieinander liegenden Größenklassen

doch eine Andeutung von Heterosporie im Sinne Fleischers oder einer Anisosporie im Sinne von Greguß zeigen. Weitere Kulturversuche mit isolierten Sporen der verschiedenen Größenklassen müßten dann angestellt werden, um den Zusammenhang zwischen Größenklasse und Geschlecht der Sporen zu beweisen. Ich schritt also zur Herstellung von variationsstastistischen Kurven, einer Untersuchungsmethode, die Correns-Schratz (1928) zum gleichen Zweck angewandt hatten. Die Häufigkeitskurven der Sporengrößen verschiedener Musci von Correns-Schratz wurden gewonnen an Material (Herbarmaterial?), das in Milchsäure aufgekocht worden war. Da eine leichte Zweigipfeligkeit der Kurven dieser Forscher auch bei haplomonözischen Laubmoosen auftrat, wurde daran gedacht, daß die angewandte Methode des Aufkochens in Milchsäure möglicherweise die Ursache für die Zweipigfeligkeit der gewonnenen Kurven sein können. Es wurde daher ein vergleichender Versuch gemacht an Sporen von *Funaria hygrometrica* Sibth., einer haplomonözischen Art. Ich maß in Wasser 500 lebende Sporen. Ihre Kurve ist ebenso eindeutig eingipfelig, wie die Kurven, die Wettstein (1924) von den erwähnten reinen Sippen dieses Mooses erhielt. Dagegen erhielt ich an Sporenmaterial der gleichen Kapsel, das für den Versuch zunächst getrocknet (da es mir wahrscheinlich ist, daß Correns-Schratz mit Herbarmaterial arbeiteten — leider fehlen darüber Angaben) und dann auf dem Objektträger in Milchsäure unter dem Deckglas gekocht worden war, nach Messung von ebenfalls 500 Sporen eine Kurve mit einem deutlichen Sattel bei einem Abszissenwert von 25 Teilstrichen. Das schien mir eine Bestätigung meiner Vermutung zu sein, daß das Kochen in Milchsäure an dem Auftreten der Zweigipfeligkeit ursächlich beteiligt sei. Wie diese Wirkung zustande kommt, ist mit freilich unklar geblieben. Als Möglichkeiten, die sie zustande bringen könnten, möchte ich anführen: die vorübergehend beim Kochen auftretenden Dampfblasen könnten einen Teil der bereits gequollenen weichen Sporen am Deckgläschen oder am Objektträger flach drücken und so von größerem Durchmesser erscheinen lassen, als sie ihrem Volumen nach sind. Für diese Möglichkeit spricht die Verschiebung der Maxima in der Kurve der in Milchsäure gemessenen Sporen nach der Seite des größeren Durchmessers hin. Die Verschiebung des Maximums von Abzissenwert 21 in der Kurve des in Wasser gemessenen Materials auf 24 in der Kurve des in Milchsäure gekochten Materials käme dann auf Rechnung der Vergrößerung, die die Milchsäure über die natürliche Größe hinaus an den Sporen bewirkt. Das zweite Maximum bei dem Abzissenwert 26 würde durch mechanische Abplattung durch den Dampfblasendruck gegen das Deckglas bzw. den Objektträger in Erschei-

nung treten. Weiterhin bestände die Möglichkeit, daß von vornherein bereits im Ausgangsmaterial vorhandene plasmaarme oder plasmaleere Sporen in Milchsäure weniger stark sich vergrößern als diejenigen Sporen, die die normale Plasmaquantität enthalten. Es würde dann der Gipfel bei Abzissenwert 23 diejenigen Sporen mit enthalten, die von vornherein nicht keimfähig waren. Solche Sporen sind in Milchsäurematerial nicht mehr von ursprünglich keimfähigen zu unterscheiden. Im Wasserpräparat wurden sie jedoch ohne weiteres erkannt und nicht mitgemessen und nicht mitgezählt.

Das Material zu den variationsstatistischen Untersuchungen an Laubmoossporen wurde aus der näheren Umgebung Marburgs aus der Natur gewonnen. Nicht alle Laubmoossporen wurden zu variationsstatistischen Untersuchungen ihrer Größe geeignet gefunden. So zeigen z. B. die Sporen von *Encalypta vulgaris* Hedw. teils kugeltetraedrische Form, teils sind sie viertelapfelförmig gestaltet. Dies hat jedoch nichts mit sexuellem Dimorphismus der Sporen zu tun: *Encalypta vulgaris* ist haplomonözisch. Die Formenverschiedenheit macht eine Messung der Sporen hier für variationsstatistische Zwecke unmöglich, zumal die Sporen auf ihrer Außenseite noch mit starken, unregelmäßigen Membranleisten verziert sind. Es wurden daher Arten gewählt, die möglichst kugelförmige Sporen hatten und dabei keine oder nur geringe Strukturen des Exospors zeigten. Auch unter diesen Sporen fanden sich immer einige, die ellipsoidische Gestalt aufweisen. Bei solchen wurde der größte und der kleinste Durchmesser festgestellt und das Mittel beider Größen zur Zählung benutzt. Um die individuellen Größenschwankungen der Sporen verschiedener Sporogone auszuschalten, wurde jeweils der Inhalt einer einzigen Kapsel zur Untersuchung herangezogen.

Die lebenden Sporen wurden zur Messung der Kapsel mit Präpariernadeln entnommen und auf dem Objektträger in einem Tropfen Leitungswasser verrührt. Da sie z. T. schwer benetzbar sind, schwimmen zunächst zahlreiche Sporen auf der Wasseroberfläche. Diese können jedoch durch öfteres Anhauchen des Präparates auch größtenteils zum Untersinken gebracht werden. Das Sporenmaterial wurde dann mit einem Deckgläschen bedeckt. Um den etwa welken Sporen Gelegenheit zu geben, sich mit Wasser zu sättigen, wurde erst nach 5—10 Minuten zu den Messungen geschritten. Nach dieser Zeit stellten sich während der Zeit der Messung keine merkbaren Größenänderungen der Sporen durch weitere Wasseraufnahme mehr ein.

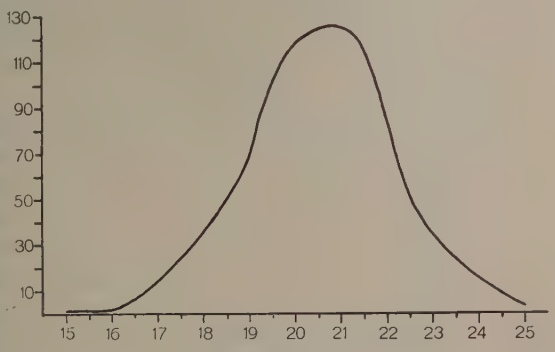
Zur Messung benutzte ich ein Meßokular 3 von W. und H. Seibert, dessen Mikrometerplättchen eine besonders feine Teilung besitzt. Die Teilstriche des Mikrometerplättchens haben einen Abstand von $^1/_{20}$ mm. Zusammen mit diesem Meßokular wurde das Zeiss'sche Trockensystem F verwendet. Jeder Teilstrich des Okularmikrometers bedeutet bei dieser Kombination einen Wert von 0,67 μ. Halbe Teilstrich-

werte des Okularmikrometers waren gut zu erkennen, die Sporen wurden, je nachdem ob sie einen halben Okularmikrometerteilstrich über- oder unterschritten, der nächstliegenden ganzen Teilstrichgröße zugeteilt. Die Werte wurden dann zu den Kurven so verarbeitet, daß die Abzisse die Größenklasse in Okularteilstrichen (1 Okularteilstrich = 0,67 μ), die Ordinatenachse die Anzahl der gefundenen Sporen einer Größenklasse angibt. Um einen subjektiven Fehler möglichst auszuschließen, diktierte ich die am Mikroskop abgelesenen Werte einer Schreibhilfe, so daß ich selbst während der Messungen an einer Sporenart keine Einsicht in das voraussichtliche Ergebnis hatte. Die Variationspolygone wurden zu Kurven geglättet. Eine Beschreibung des Aussehens der Sporen hielt ich für nötig, um eine Beurteilung der Meßgenauigkeit, die z. B. durch Oberflächenstruktur der Sporen beeinflußt sein könnte, durch den Leser zu ermöglichen. Auch Angaben über tote Sporen, die nicht mitgemessen wurden, sowie über das Vorkommen von Sporen mit elliptischem Umriß schienen mir aus demselben Grunde erwünscht. Die Untersuchung der Sporen in dieser Richtung hatte weiterhin den Sinn, festzustellen, ob nicht etwa andere sekundäre Geschlechtsmerkmale (Farbe, Form) an den Sporen bemerkbar seien.

b) Untersuchungen.

Der Klassenspielraum ist bei allen Messungen gleich. Da die Variationsbreite des Sporendurchmessers der untersuchten Moose sehr verschieden ist, ergibt sich eine verschiedene Variantenklassenzahl. Da (mit Ausnahme von *Buxbaumia aphylla*) immer 500 Sporen gemessen wurden, sinkt daher die Genauigkeit des Kurvenverlaufs mit steigender Variationsbreite einer Sporenart.

1. *Funaria hygrometrica* Sibth. Aussehen des Sporenmaterials: Sporen alle von gleichmäßiger, rostbrauner Farbe, auf der Oberfläche fein gekörnt. Zirka 5% tote Sporen. Wenige Sporen von elliptischem Umriß.

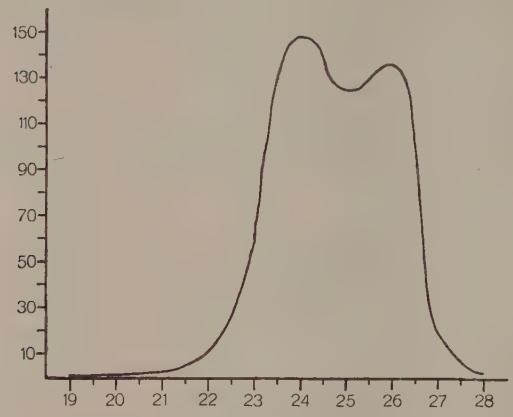


Kurve 1.

Die Variationskurve entspricht den Variationspolygonen Wettsteins (1924, S. 91) für die *Microspora*- und die *Macrospora*-Sippen dieses Mooses. Leider gibt Wettstein (1924) die absoluten Größenwerte der Sporen nicht an, so daß sich nicht durch Vergleich ermitteln läßt, ob mein Material einer seiner Sippen entspricht. Daß meine Kurve regelmäßiger erscheint, als die Wettsteinschen Polygone, wird seinen Grund darin haben, daß ich eine geringere Anzahl von Variantenklassen (11) genommen, aber eine größere Anzahl von Sporen (500) zur Herstellung der Kurve gemessen habe als Wettstein, der 220 Sporen in 20 Va-

riantenklassen zur Darstellung brachte. Die Kurve 1 ist eindeutig eingipfelig. Sie kann uns zum Vergleich dienen mit Variationskurven anderer Moose, da die Verhältnisse hier bei *Funaria hygrometrica* einfach liegen müssen: das Sporenmaterial ist seiner Geschlechtigkeit nach zwittrig und in dem Merkmal Sporengröße offensichtlich reinrassig.

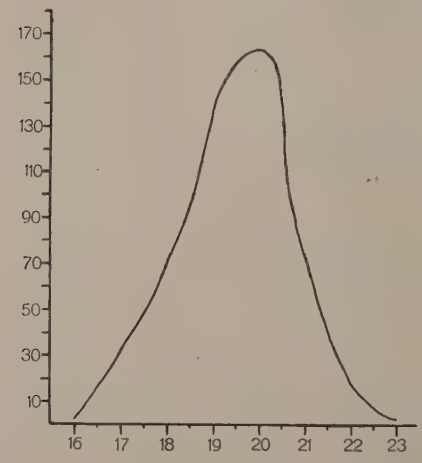
15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	Größe in Okularteilstrichen
1	2	14	35	68	117	125	86	34	15	3	Anzahl der Sporen



Kurve 1a.

Die Kurve 1a von *Funaria hygrometrica* Sibth. stellt die bereits im Abschnitt Methodik S. 75 besprochene Kurve dar für 500 in Milchsäure aufgekochte Sporen aus der gleichen jedoch vorher getrockneten Kapsel, der das lebende Sporenmaterial für die erste Kurve entnommen war.

19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	Größe in Okularteilstrichen
1	1	2	11	55	148	125	136	19	2	Anzahl der Sporen

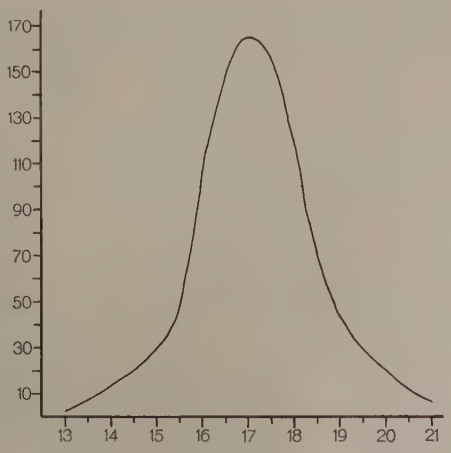


Kurve 2.

2. *Bryum caespiticium* L. Aussehen des Sporenmaterials: Sporen glatt, mit 2—4 Chloroplasten. Nur wenige von elliptischem Umriß. Tote Sporen in verschwindend geringer Zahl. Die Kurve der Sporen dieses mit Sicherheit haplodiözischen Mooses (El. und Em. Marchal, 1906 und 1907) ist eindeutig eingipfelig. Die Sporen lassen sich also nicht etwa in zwei Größenklassen trennen.

16	17	18	19	20	21	22	23	Größe in Okularteilstrichen
2	32	71	138	163	74	18	2	Anzahl der Sporen

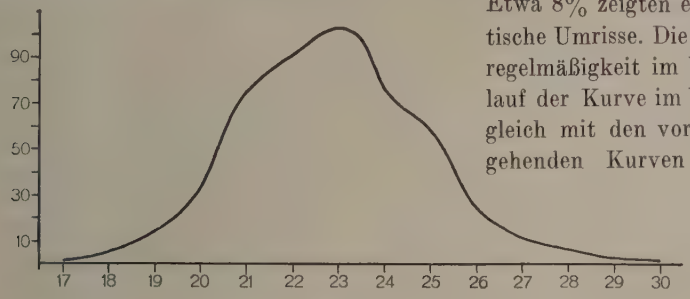
3. *Bryum argenteum* L. Aussehen des Sporenmaterials: Sporen gleichmäßig von gelbgrüner Farbe. Tote Sporen wurden nicht beobachtet. Alle Sporen sind kugelig. Die Variationskurve dieses Mooses, dessen Haplodiözie ebenfalls durch El. und Em. Marchal (1906 und 1907) sicher festgestellt wurde, zeigt wiederum einen Gipfel. Sie ähnelt in ihrem Verlauf demjenigen der Kurve für *Funaria hygrometrica*.



Kurve 3.

13	14	15	16	17	18	19	20	21	Größe in Okularteilstrichen
2	8	30	107	165	119	43	20	6	Anzahl der Sporen

4. *Ceratodon purpureus* Brid. Aussehen des Sporenmaterials: Sporen gleichmäßig gelblich. Nur wenige tote Sporen wurden beobachtet. Etwa 8% zeigten elliptische Umrisse. Die Unregelmäßigkeit im Verlauf der Kurve im Vergleich mit den vorhergehenden Kurven er-



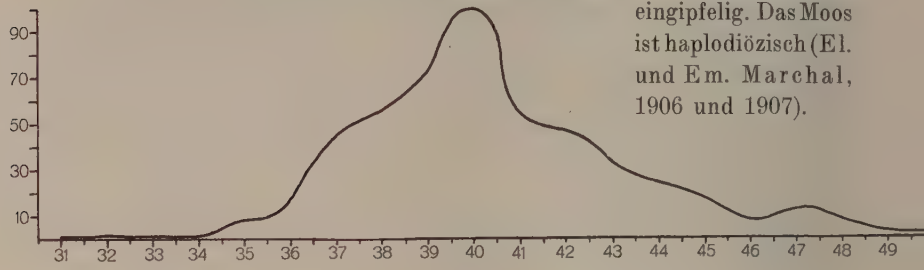
Kurve 4.

klärt sich aus der größeren Variationsbreite (s. S. 77). Die Eingipfeligkeit ist auch hier deutlich. Das Moos ist nach den Untersuchungen der Marchals haplodiözisch.

17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	Größe in Okularteilstrichen
1	5	14	33	74	90	103	76	59	25	11	6	2	1	Anzahl der Sporen

5. *Mnium hornum* L. Aussehen des Sporenmaterials: Sporen ohne Unterschied grün. Ich fand zahlreiche tote Sporen. Viele Sporen zeigten elliptische Umrisse. Die Unregelmäßigkeiten im Verlauf der Variationskurve

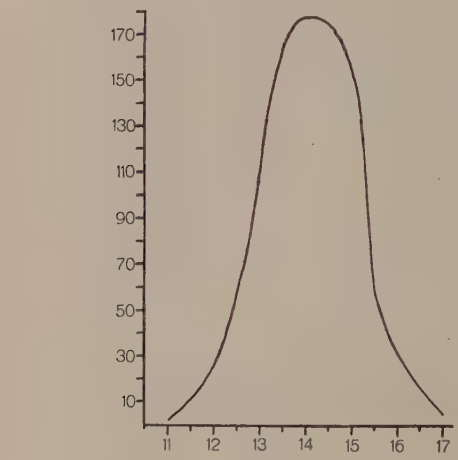
haben den gleichen Grund, der bei *Ceratodon purpureus* geltend gemacht wurde. Die Variationskurve der Sporendurchmesser von *Mnium hornum* ist eingipfelig. Das Moos ist haplodiözisch (El. und Em. Marchal, 1906 und 1907).



Kurve 5.

31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	Größe in Okularteilstrichen
1	2	1	1	8	15	44	55	72	99	Anzahl der Sporen

41	42	43	44	45	46	47	48	49	Größe in Okularteilstrichen
54	46	32	24	17	7	12	7	2	Anzahl der Sporen



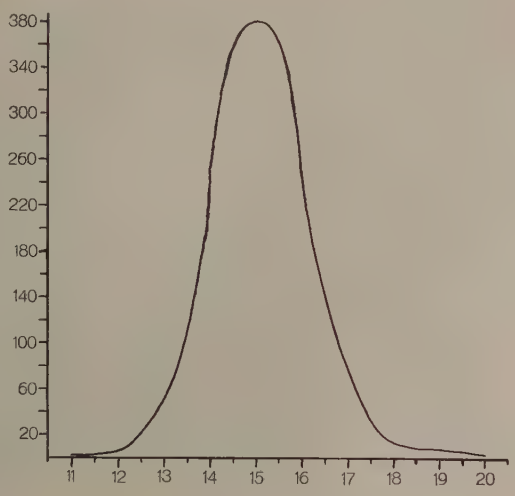
Kurve 6.

6. *Diphyscium foliosum* Mohr. Aussehen des Sporenmaterials: Sporen grün, ohne Unterschied in der Farbe. Sporenmembran schwach warzig. Sporen kugelig, elliptische Umrißformen äußerst selten. Sehr wenige tote Sporen. *Diphyscium foliosum* wird in den Floren „diözisch" genannt, jedoch fehlt der experimentelle Nachweis für Haplodiözie. Trotzdem bringe ich wegen der Verwandtschaft die Variationskurve zum Vergleich mit der von *Buxbaumia aphylla*. Die Kurve ist eingipfelig.

11	12	13	14	15	16	17	Größe in Okularteilstrichen
2	26	105	177	154	32	4	Anzahl der Sporen

7. *Buxbaumia aphylla* L. Aussehen des Sporenmaterials: Sporenfarbe ohne Unterschied grün. Sporen alle kugelig. Sporenmembran glatt. Sehr wenige tote Sporen. In diesem Fall wurde die Variationskurve von 1000 Sporen gewonnen. Sie wurde jedoch den anderen Kurven vergleichbar gemacht, indem die Ordinatenwerte nur in der halben Höhe

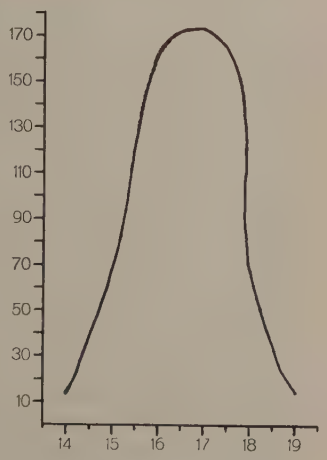
wie bei denjenigen Variationskurven, die von je 500 Sporen gewonnen wurden, aufgetragen wurden. Die Kurve ist eingipfelig. Eine zweite hier nicht wiedergegebene Variationskurve für 500 Sporen aus einer anderen Kapsel dieses Mooses zeigt einen fast gleichen Verlauf. Bei *Buxbaumia aphylla* wurden 5 Sporentetraden gefunden. Innerhalb jeder Tetrade waren die Einzelsporen von völlig übereinstimmender Größe.



Kurve 7.

11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	Größe in Okularteilstrichen
2	5	50	213	380	247	79	13	8	3	Anzahl der Sporen

8. *Pogonatum aloides* Hedw. P. B. Aussehen der Sporen: Sporen alle gelbgrün. Die Sporenmembran ist glatt. Die Sporen sind alle kugelig. Ich beobachtete ca. 6% tote Sporen. Die Variationskurve der Sporendurchmesser ist eingipfelig. Ob *Pogonatum aloides* haplodiözisch ist, ist nach den Beobachtungen von E. Schratz (1928) sehr zweifelhaft. Die von Schratz beobachteten Zwergmännchen sollen aus Chloronema, das an alten, unbefruchtet gebliebenen Archegonständen stammbürtig entsteht, hervorgehen. Auch fand Schratz selten rein weibliche Rasen des Mooses. Die von Schratz zu anderen Zwecken gegebenen Variationspolygone von *P. aloides* (gewonnen durch Messung von 100 Sporen in 4 Variantenklassen) schienen mir zur Beurteilung meiner Fragen nicht ausreichend. Ich bringe daher eine meinen übrigen Kurven entsprechend angefertigte Kurve für *Pogonatum aloides* Hedw. P. B. (500 gemessene Sporen in

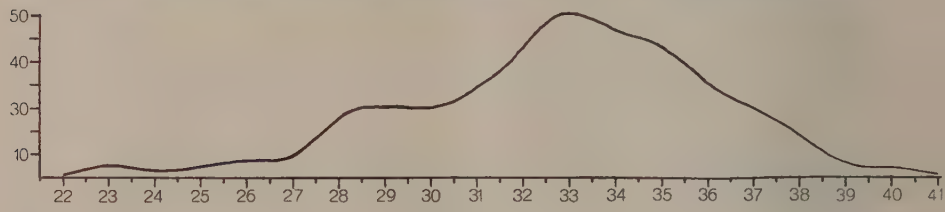


Kurve 8.

6 Variantenklassen). Es bleibt jedoch auch bei dieser gesteigerten Genauigkeit die Variationskurve der Sporengrößen eingipfelig.

14	15	16	17	18	19	Größe in Okularteilstrichen
13	68	163	173	69	14	Anzahl der Sporen

9. *Dicranum scoparium* Hedw. Aussehen der Sporen: Sporen alle gelbgrün. Die Sporenmembran ist schwach warzig. Viele tote Sporen. Zahlreiche Sporen mit elliptischem Umriß. Über die kleinen Unregelmäßigkeiten des Kurvenverlaufs gilt das für den Kurvenverlauf von *Ceratodon purpureus* Gesagte. Die Variationskurve der Sporengrößen von *Dicranum scoparium* ist eingipfelig. Das Moos ist für das „Zwergmännchen"-Problem interessant, da bei ihm Zwergmännchen angegeben werden (Warnstorf, C., 1906). G. Roth (1904, **1**, S. 226) sagt für *Dicranum scoparium*: „Zweihäusig, die ♂ Pflänzchen meist nur klein im Wurzelfilz, jedoch auch in drei und mehr Zentimeter hohen besonderen Rasen." Die wahren Geschlechtigkeitsverhältnisse sind demnach völlig unklar.



Kurve 9.

22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	Größe in Okularteilstrichen
1	5	3	5	7	9	25	30	30	39	56	Anzahl der Sporen
33	34	35	36	37	38	39	40	41	42		Größe in Okularteilstrichen
71	63	56	41	29	18	6	4	2	1		Anzahl der Sporen

Die vorstehenden Untersuchungen ermöglichen einen Vergleich der Variationskurve der Sporengröße von 5 Laubmoosen, deren Heterothallie feststeht, und dreier Laubmoose mit zwerghaften, Antheridien tragenden Pflanzen mit der Variationskurve eines haplomonözischen Laubmooses. Die Ähnlichkeit des Kurvenverlaufs, insbesondere auch die Eingipfeligkeit aller Kurven, spricht nicht für seine Anisosporie oder Heterosporie, weder bei den untersuchten haplodiözischen Moosen, noch bei den untersuchten Zwergmännchenmoosen.

Die sich etwa ergebende Zweigipfeligkeit solcher Kurven würde einen Schluß auf Größenunterschiede zwischen den beiden Geschlechtern der Sporen haplodiözischer Moose vielleicht zulassen. Dieser Schluß könnte dann dadurch, daß man unter dem Meßmikroskop Sporen der

beiden Klassen häufigster Größe isolierte und in Einzelsporenkulturen bis zur Bildung von Sexualorganen brächte, eventuell seine endgültige Bestätigung finden.

Hingegen braucht eine tatsächlich zu konstatierende Eingipfeligkeit der Kurven nicht ohne weiteres zu dem Schluß zu führen, daß die Verteilung der Geschlechter über alle Größenordnungen der Sporen mehr oder weniger gleichmäßig sei.

Würde man die Kurven für die Sporen jedes Geschlechts für sich aufstellen können, so könnten sich zwei eingipfelige Kurven ergeben, die sich schneiden, deren Gipfel aber deutlich getrennt liegen. Nehmen wir nun den Fall an, daß der Schnittpunkt beider Kurven den halben Ordinatenwert eines Gipfelpunktes überschreitet. Würde man dann die beiden Kurven zu einer zusammenziehen durch Addition der Ordinatenwerte in den sich deckenden Teilen der ursprünglichen Kurven, so be-

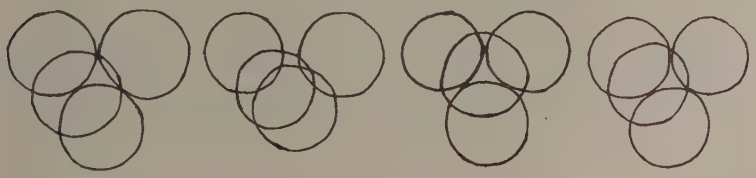


Fig. 3. Vier noch im Zusammenhang gefundene Tetraden von *Buxbaumia aphylla* L. aus völlig reifen Sporen. Innerhalb einer Tetrade ist die Sporengröße gleich, bei Tetrade *a* = 12 Okularteilstriche, bei *b* und *c* je 13 Okularteilstriche, bei *d* 14 Okularteilstriche. Vergrößerung 1853 : 1.

käme man eine eingipfelige Kurve. Die gleiche Kurve hätten wir erhalten, wenn wir von dem ungetrennten Gemisch beider Sporensorten ausgegangen wären. Die Kurve würde also meinen Kurven entsprechen, denn ich ging ja von einem nicht nach den Geschlechtern getrennten Sporengemisch aus bei Herstellung meiner Kurven. Ohne daß an meinen Kurven zwei Gipfel in Erscheinung treten, könnte doch die Häufigkeit der Sporen des einen Geschlechts in einer bestimmten Größenklasse die höchste sein und um sie herum variieren, während die Größe der Sporen des anderen Geschlechts um einen anderen häufigsten Größenwert variiert. Wir würden dann den Fall haben, daß in den nicht für eine Addition der Häufigkeit der Sporen verschiedenen Geschlechts in Frage kommenden Größenklassen der Sporen eines haplodiözischen Mooses in einer Tetrade je zwei verschiedene Sporengrößen festzustellen sein müßten (s. S. 64). Bei *Buxbaumia aphylla* gelang es mir nun, vereinzelt noch zusammenhängende Tetraden reifer Sporen in einer Kapsel aufzufinden. Ich fand jedoch niemals Sporen verschiedener Größe in einer Tetrade. Tetraden mit

vier gleichgroßen Sporen könnten sich natürlich in dem sich überschneidenden Größenbereich beider Geschlechter finden. Die abgebildeten Tetraden (Fig. 3) mit einer Sporengröße von 12 und 14 Okularteilstrichen dürften jedoch diesem Bereich nicht mehr angehören. Diese Beobachtung stützt also weiterhin den Schluß, den ich aus dem Vergleich der Variationskurven zog: Bei *Buxbaumia aphylla* L., derjenigen heterothallischen Laubmoosform, bei der bisher der extremste sexuelle Dimorphismus der Gametophyten festgestellt wurde, läßt sich innerhalb der Meßgenauigkeit meiner Methode keine Größendifferenz der Sporen nachweisen, die als sexueller Dimorphismus gedeutet werden könnte.

Bei den Sporen der untersuchten Laubmoose konnte auch in Form und Farbe oder Oberflächenbeschaffenheit kein Unterschied gefunden werden, der als sekundäres Geschlechtsmerkmal hätte gedeutet werden können.

Besprechung des Gesamtergebnisses.

Vorliegende Arbeit hatte den Sinn, Klarheit zu bringen in Fragen des unbestritten bis zu einem gewissen Grade vorhandenen sexuellen Dimorphismus der Gametophyten der Musci. Insbesondere wurden zwei Formen untersucht, bei denen die Erscheinung in extremer Form aufzutreten schien, bei denen aber keine völlige Klarheit herrschte. Es waren das *Macromitrium Blumei* Nees und *Buxbaumia aphylla* L. Bei *Macromitrium Blumei* Nees kam ich zu dem Ergebnis, daß die Zwergmännchen M. Fleischers keine Erscheinung eines sexuellen Dimorphismus auf genetischer Grundlage darstellen. Ich erkannte dies Moos nämlich als homothallisch. Damit fällt auch die Fleischersche Annahme, das Moos sei heterospor.

Bei *Buxbaumia aphylla* L. hingegen, das bisher bald als monözisch, bald als diözisch bezeichnet war, wurde Heterothallie festgestellt. Der bereits bekannte Größenunterschied der Antheridien und der Archegonien tragenden Stämmchen stellte sich damit als sexueller Dimorphismus auf genetischer Grundlage dar und ist als solcher sogar sehr stark ausgeprägt. Der Dimorphismus der Stämmchen greift aber nicht auf die Protonemata und die Sporen über. Ich fand die Sporen morphologisch völlig gleich und auch die Protonemata beider Geschlechter waren morphologisch nicht unterscheidbar.

Die Bezeichnung „Zwergmännchen" wäre also bei *Buxbaumia* nicht auf die ganze Pflanze (= Stämmchen + Gesamtprotonema aus einer Spore) zu verwenden, sondern ausschließlich auf das männliche Stämmchen. Ich würde den Ausdruck daher lieber ganz vermeiden, da er bei den Musci keineswegs eindeutig ist. Bei den Oedogonien und Bulbo-

chaeten weiß man, was man unter „Zwergmännchen" zu verstehen hat. Bei den Laubmoosen jedoch besitzt der Erscheinungskomplex, der bisher unter diesem Namen kurzerhand zusammengefaßt wurde, offensichtlich keine einheitlichen genetischen und entwicklungsgeschichtlichen Grundlagen.

Ich würde daher allgemein bei ihnen lieber sagen: Im Vergleich mit den archegonientragenden zwerghafte antheridientragende Stämmchen. Im Spezialfall wäre dann hinzuzufügen:

1. an normalem Protonema bei Rhizautözie (*Ephemerum*-Typ), oder
2. bei Haplodiözie an Protonema, das von dem des anderen Geschlechts morphologisch nicht unterscheidbar ist (*Buxbaumia*-Typ), oder
3. an stamm- oder blattbürtigem Protonema (*Pogonatum*-Typ).

Diese drei Zusätze scheinen mir die entwicklungsgeschichtlichen Typen, die bisher sichergestellt sind, zu umfassen. Weiterhin erwies sich, daß auch vier andere einwandfrei als haplodiözisch bekannte Laubmoose keine Anhaltspunkte für das Vorhandensein von Heterosporie zeigten. Auch bei zwei Formen, die zwerghafte Antheridien tragende Pflanzen entwickeln können, bei denen die genetischen Verhältnisse freilich noch unklar sind, wurde morphologische Isosporie konstatiert.

Literaturverzeichnis.

Allen, Charles E., The basis of sex inheritance in Sphaerocarpos. Proceedings of the American Philosophical Society, **58,** S. 289—316 (1919).

Correns, Carl, Bestimmung, Verteilung und Vererbung des Geschlechts bei den höheren Pflanzen, in: Hdb. der Vererbungswissenschaft **2,** Berlin 1928.

Dening, Karl, Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen am Gametophyten von *Buxbaumia aphylla* L. Verhandlungen des Naturhistorischen Vereins der preußischen Rheinlande und Westfalens, **85,** S. 305—345 (1929).

Douin, Ch., Nouvelles observations sur Sphaerocarpus. Rev. Bryolog. **36,** S. 37—41 (1909).

Fischer, Hugo, Wasserkulturen von Farnprothallien mit Bemerkungen über die Bedingungen der Sporenkeimung. Beih. z. bot. Zbl. **27,** 1. Abt., S. 54—59 (1911).

Fleischer, Max, Über die Entwicklung der Zwergmännchen aus sexuell differenzierten Sporen bei den Laubmoosen. Ber. d. Deutschen Bot. Ges. **38,** S. 85—92 (1920).

— —, Die Musci der Flora von Buitenzorg **2.** Leiden 1900—1904.

Goebel, Karl, Organographie der Pflanzen, 2. Teil, 3. Aufl. Jena 1928.

— —, Über sexuellen Dimorphismus bei Pflanzen. Biol. Zbl. **30,** S. 656—679 (1910).

— —, Die einfachste Form der Moose. (Archegoniatenstudien.) Flora **76,** S. 92—116 (1892).

Greguß, P., Die Sporenverschiedenheit der Musci. Bot. Archiv **12,** S. 473—480 (1925).

Heitz, Emil, Das Heterochromatin der Moose. I. Jahrb. f. wissenschaftl. Bot. **69,** S. 762—818 (1928).

— —, Geschlechtschromosomen bei einem Laubmoos. Ber. d. d. Bot. Ges. **50,** S. 204—206 (1932).

Janzen, O., Die Jugendformen der Laubmoose und ihre Kultur. Ber. d. Westpr. bot.-zoolog. Vereins, 35. Bericht, Danzig, S. 1—62 (1913).

Kniep, Hans, Geschlechtsverteilung bei den Pflanzen. Tabulae Biologicae **5,** S. 105—171 (1929).

Lorbeer, Gerhard, Untersuchungen über Reduktionsteilung und Geschlechtsbestimmung bei Lebermoosen. Zeitschr. f. indukt. Abstammungs- und Vererbungslehre **44,** S. 1—109 (1927).

Marchal, El. u. Em., Recherches experimentales sur la sexualité des spores chez les mousses dioïques. Mém. Acad. roy. de Belgique (Classe des Sciences) 80, deuxième série **1,** S. 1—50 (1906).

— — — —, Aposporie et sexualité chez les mousses I., Bulletin de L'Académ. roy. d. Belg., S. 765—789 (1907).

— — — —, Aposporie et sexualité chez les mousses, II., ibid., S. 1249—1288 (1909).

— — — —, Aposporie et sexualité chez les mousses, III., ibid., S. 749—778 (1911).

Philibert, H., Les fleurs mâles du Fissidens decipiens. Revue Bryologique, S. 65—67 (1883).

Roth, G., Die europäischen Laubmoose. Leipzig 1904.

Ruhland, W., in: Engler-Prantl, Die natürlichen Pflanzenfamilien, 2. Aufl., **10,** Leipzig 1924.

Servettaz, C., Recherches expérimentales sur le développement et la nutrition des mousses en milieux stérilisés. Ann. des sciences nat. bot. 9 sér. **17,** S. 111—224 (1913).

Schratz, Eduard, Beobachtungen an *Pogonatum nanum* (Schreb.) P. B. und *Pogonatum aloides* (Hedw.) P. B. Planta **6,** S. 192—215 (1928).

Schellenberg, Gustav, Über die Verteilung der Geschlechtsorgane bei den Bryophyten. Beih. z. bot. Zbl. **37,** Abt. I, S. 115—153 (1919—20).

Schweizer, Jakob, Polyploidie und Geschlechtsverteilung bei *Spachnum sphaericum* (Linn. fil.) Swartz. Flora **116,** S. 1—72 (1923).

Warnstorf, C., Kryptogamenflora der Mark Brandenburg **2.** Leipzig 1906.

Wettstein, Fritz von, Morphologie und Physiologie des Formwechsels der Moose auf genetischer Grundlage I. Zeitschr. f. indukt. Abstammungs- und Vererbungslehre **33,** S. 1—236 (1924).

Wenderoth, Hildegard, Beiträge zur Kenntnis des Sporophyten von *Polytrichum juniperinum* Willdenow. Planta **14,** S. 344—385 (1931).

Woesler, Anna, Entwicklungsgeschichtliche und zytologische Untersuchungen an den Vorkeimen einiger Laubmoose, sowie einige Beobachtungen über die Entwicklung ihrer Stämmchen. Beitr. z. Biologie der Pflanzen **81,** S. 59—116 (1933).

Zur Entwicklungsgeschichte, Physiologie und Genetik der Lebermoosgattungen Anthoceros und Aspiromitus[1]).

Von **Wilhelm Rink.**

Mit 28 Abbildungen im Text.
(Aus dem Botanischen Institut Würzburg.)

Einleitung.

Der Streit über die systematische Stellung der *Anthocerotales*, die Campbell 1924 als eigene Klasse neben den Leber- und Laubmoosen aufgestellt, Goebel 1928 dagegen als Ordnung der Lebermoose beibehalten wissen will, ist noch nicht endgültig entschieden und nach Goebel auch nicht besonders wichtig. Wohl aber scheint die innere Aufteilung der Anthocerotales in Gattungen nun endgültig zu sein. Lange kannte man nur drei Gattungen: *Anthoceros*, *Dendroceros* und *Notothylas*.

Neuerdings wurde *Anthoceros* wiederum aufgeteilt. Es entstanden zwei weitere Gattungen: *Megaceros* und *Aspiromitus*. Leitgeb (1879) (Band V) hatte bereits die Abtrennung der ersteren unter dem Namen *Anthocerites* vorgeschlagen. Die endgültige Ablösung wurde dann von Campbell später vollzogen, allerdings unter der jetzt geläufigen Bezeichnung *Megaceros*. Stephani war es, der schließlich in jüngster Zeit (1916) aus der Gattung *Anthoceros* eine weitere abgliederte, nämlich *Aspiromitus*. Wer aber in die Lage kommt, wirklich einmal nach Stephanis Diagnosen die Gattung zu bestimmen, wird bemerken, daß dies Schwierigkeiten macht. Wohl kommen Merkmale, z. B. Schleimräume im Innern des Thallus, „Involucra solitaria" oder „geminata", vorwiegend bei der einen Gattung vor, sind aber nicht auf sie beschränkt; zahlreiche Ausnahmen machen eine strenge Scheidung illusorisch. Das einzige Merkmal, das Stephani anführt und das für eine Trennung der beiden Gattungen absolut sicher wäre, nämlich das Vorhandensein von Elateren für *Aspiromitus* und deren Fehlen für *Anthoceros*, ist ungenau (Goebel 1928). Sowohl *Anthoceros* als auch *Aspiromitus* besitzen sterile Zellen mit mehr oder weniger stark ausgeprägter Wandverdickung. In den meisten Punkten stimmen *Anthoceros* und *Aspiromitus* überein, z. B. in der Verteilung des Geschlechtes, der Thallusfarbe, im Sporogon, in dessen Spaltöffnungen, in der Sporenfarbe und -struktur.

Nach den Erfahrungen an den mir vorliegenden neuen Arten beruht der Unterschied der Elateren auf folgendem: Bei *Anthoceros* zerfällt das vielverzweigte Elaterennetz bei der Sporenreife in zahlreiche, meist einzellige Bruchstücke, deren Wandverdickung meist ziemlich schwach ist. Bei *Aspiromitus*-Arten zerfällt es weniger leicht, man findet deshalb

1) Erschienen als Dissertation der Philosophischen Fakultät der Universität Würzburg.

mehrzellige Fäden von beträchtlicher Länge. Die Wandverdickung ist so stark, daß das Lumen oft nur schwer sichtbar ist.

Auf ein anderes, wirklich deutliches Merkmal, die Form der Antheridien, hat erst Goebel hingewiesen. Bei *Anthoceros* sind sie plump und kugelig, ohne deutlichen stockwerkartigen Aufbau der Wandung, ohne ausgeprägte Öffnungskappe. *Aspiromitus* hat schlanke, keulige Antheridien mit deutlich sichtbaren Stockwerken und wohlausgebildeter Öffnungskappe. Sie dürfte ein besonderes Charakteristikum für *Aspiromitus* darstellen. Auch die Mündungen der Antheridialhöhlen sind bei meinen Arten verschieden. *Anthoceros* zeigt über den Antheridien nur eine buckelförmige, flache Aufwölbung, deren obere Partie dann verschleimt, so daß es im Alter den Anschein erweckt, als stünden die Antheridien direkt auf der Oberfläche des Thallus. Anders liegen die Verhältnisse bei den mir vorliegenden *Aspiromitus*-Arten. Hier erhebt sich über den Antheridien ein spitzer Kegel, der sich nach oben öffnet und eine Art Halskrause bildet (Fig. 1). Dieser Kegel bleibt, wenn er nicht mechanisch zerstört wird, so lange erhalten, bis sämtliche Antheridien im Innern herangereift sind und ihren Zweck erfüllt haben. Da die männliche Pflanze vorne am Vegetationspunkt ständig weiterwächst und sich verzweigt, am hinteren Ende dann langsam abstirbt, bedeutet das, daß die kraterförmige Oberflächendecke der Antheridienhöhlen bis zum Tode des Thallus erhalten bleibt. Es entzieht sich meiner Kenntnis, ob dieses Aussehen der Antheridienhöhlendecke für alle *Aspiromitus*-Arten charakteristisch ist. Bei den Arten, die pro Höhle nur 2—4 Antheridien enthalten, liegen die Dinge womöglich anders. Hier reifen alle Antheridien zur gleichen Zeit, nachher ist ein Schutz nicht mehr nötig, also auch kein Bedürfnis auf Erhaltung der schützenden Decke gegeben. Leider stand mir Material nur von polyandrischen Arten zur Verfügung.

Fig. 1. Die kraterförmigen Antheridienhöhlendecken von *Aspiromitus sampalocensis* mit Halskrause, aufgenommen mit Mikroluminar. 20×.

Beschreibung der neuen hier bearbeiteten Arten.

Herr Prof. Burgeff hat während seiner letzten Tropenreise 1927/28 (Reisebericht siehe Burgeff 1932) auf Java und den Philippinen eine Reihe von Arten beider Gattungen gesammelt und sowohl lebend als auch in Alkohol eingelegt an das hiesige Institut gebracht. Für die vorliegende Arbeit empfiehlt es sich, die beiden Arten, die den folgenden Untersuchungen zugrunde liegen, kurz zu beschreiben[1]).

Sowohl die monözische *Antheros*- als auch die diözische *Aspiromitus*-Art stimmt mit keiner der Diagnosen in Stephanis „Species Hepaticarum" überein; sie müssen deshalb als neue Arten angesehen werden. Unter den bis jetzt bekanntgewordenen Aspiromitus-Arten aus „Asia et Oceania tropica" befindet sich nur eine einzige, bei der Diözie wenigstens fraglich ist (*Aspiromitus amboinensis*), bei einer zweiten (*Aspir. Parisii*) fehlt eine genauere Angabe, die Antheridien sind unbekannt, ebenso wie bei zwei autözischen Arten (*Aspir. cristulatus* und *Aspir. fontinalis*), so daß die Möglichkeit der Diözie nicht ausgeschlossen ist. Bei der einen neu zu beschreibenden Art, die den Namen *Aspiromitus sampalocensis* tragen möge, ist einwandfrei Diözie festgestellt.

1) Beschreibung weiterer von Burgeff gesammelter Arten wird an anderem Ort erfolgen.

Fig. 2. Männliche Pflanze von *Aspiromitus sampalocensis*. Die reihenförmige Anordnung der Antheridienhöhlen ist deutlich erkennbar.

Fig. 3. Weibliche Pflanze von *Aspiromitus sampalocensis* mit zahlreichen Sporogonen.

Aspiromitus sampalocensis (Burgeff n. sp. i. l.). (Fig. 1—4.)

1. Geschlechtsverteilung: diözisch.

2. Farbe des Thallus: hellgrün.

3. Verzweigungsart: durch häufige dichotome Gabelung eines Lappens entsteht eine Rosette, Lappen mit zahlreichen Vegetationspunkten durch unregelmäßig geschlitzte Mittellappen voneinander getrennt.

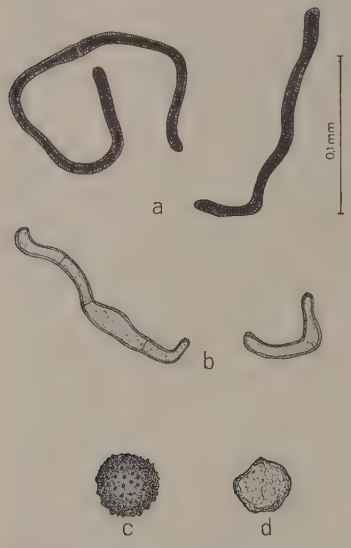


Fig. 4. a Elateren von *Aspiromitus sampalocensis*, kurze Exemplare, mit starker Wandverdickung, Zellumen nur schwer sichtbar. — b Elateren von *Anthoceros tjipanasanus*. Wandverdickung gering, Lumen deutlich sichtbar. — c Spore von *Aspiromitus sampalocensis*, dunkelbraun, warzig papillös. — d Spore von *Anthoceros tjipanasanus*, im Innern Ölkugeln, zerstreut erhaben punktiert.

4. Oberfläche: Mit zahlreichen Emergenzen besonders in der Nähe der Vegetationspunkte.

5. Bau: kräftige, fleischige Pflanzen, erdbewohnend, 16—20 Zellagen dick. Große Schleimräume im Innern des Thallus sehr häufig, oft nur durch eine Zellage voneinander getrennt.

a) Männliche Pflanze (Fig. 2): kleiner als die weibliche. Rosettendurchmesser 25 mm, Einzellappen 10 mm lang, 4—4,5 mm breit.

b) Weibliche Pflanze (Fig. 3): größer als die männliche, Rosettendurchmesser 40 bis 45 mm, Einzellappen 17—20 mm lang, 8 mm breit. Reichlich Sporogone tragend.

6. Geschlechtsorgane: a) männliche Pflanze: Antheridienhöhlen sehr zahlreich in Reihen senkrecht zur Längsachse des Thalluslappens, kraterförmiger Ausgang mit Halskrause.

Antheridien pro Höhle: zahlreich, bis 60 (sämtliche Entwicklungsstufen gleichzeitig vorhanden). Schlank keulenförmig, mit 4 deutlichen Stockwerken, davon eines als Öffnungskappe.

b) Weibliche Pflanze: Involucrum 5 mm lang, konisch, mit Schleimhöhlen, jedes für sich stehend. Länge des Sporogons 50 mm, die Dicke 0,5—0,6 mm, Stomata reichlich, auch abnorme. Sporen ca. 36 μ Durchmesser, von kugeltetraedrischer Form (Fig. 4c). Farbe und Skulptur der Sporen: schwarzbraun, warzig papillös. Elateren schwarzbraun, mehrzellig, hie und da verzweigt, meist von beträchtlicher Länge, 150—300 μ lang, 7,5 μ breit, Wandung stark verdickt, Lumen schwer sichtbar (Fig. 4a).

Fundort: Sampaloc (Prov. Tayabas), Luzon-Philippinen. An lehmigen Böschungen der Straße, auf kalkarmem Boden. Leg. H. Burgeff, 2. II. 1928.

Anthoceros tjipanasanus (Burgeff n. sp. i. l.). (Fig. 4 und 5.)

1. Geschlechtsverteilung: monözisch.

2. Farbe des Thallus: dunkelgrün.

3. Verzweigungsart: durch häufige Gabelung eine Rosette bildend, deren Einzellappen durch tiefe Einschnitte voneinander getrennt sind. Zwischen den Vegetations-

punkten kleine Mittellappen. Rand wellig, aber dabei ziemlich glatt. Rosettendurchmesser 40—45 mm, Einzellappen 20 mm lang, 7 mm breit.

4. Oberfläche: glatt, ohne Emergenzen.

5. Bau: große, kräftige Pflanzen, erdbewohnend, ca. 15 Zellagen dick, Schleimhöhlen fehlen.

6. Geschlechtsorgane: Antheridienhöhlen zerstreut oder an einzelnen meist kleineren Lappen angehäuft. Manche Vegetationspunkte rein männlich oder rein weiblich, manche auch gemischtgeschlechtlich. Meist 2 Antheridien pro Alveole, seltener 3 oder 4. Antheridien kugelig, Stockwerkaufbau und Öffnungskappe nicht sichtbar.

Involucra 6 mm konisch, teils einzelstehend, teils zu zweien verwachsen. Sporogon 45—50 mm lang, 0,5 mm dick, reichlich mit Spaltöffnungen, auch abnormen. Sporen 30—33 μ Durchmesser, eckig (Fig. 4d).

Fig. 5. *Anthoceros tjipanasanus*, mit zahlreichen Sporogonen.

Farbe und Skulptur: im auffallenden Licht ockergelb, im durchfallenden Licht hellgrün; zerstreut erhaben punktiert. Im Innern Ölkugeln sichtbar. Elateren hellbraun, mehrzellig, öfters verzweigt, bei der Reife meist in kurze Einzelstücke von 30—35 μ Länge zerfallend, 7,5 μ breit; Wandverdickung nicht sehr stark, das Lumen deutlich sichtbar (Fig. 4b).

Höhle links des Weges von Tjipanas nach Tjibodas (Java) leg. Burgeff, XI. 1927.

Abschnitt I. Entwicklungsgeschichtlicher Teil.

1. Die Sporenkeimung und der Wuchs des Thallus bei den Keimpflanzen.

Beim Vergleich der Entwicklungsgeschichte des monözischen *Anth. tjipanas.* und des diözischen *Aspir. sampaloc.* kann bereits mit der Sporenkeimung begonnen werden. Die Sporenaussaaten wurden in Petrischalen auf Agar gemacht. Das Nährsubstrat bestand aus einer anorganischen Nährlösung[1]) mit 0,75 bis 1,3% Agar.

Die Saaten wurden alle unter gleichen Verhältnissen bei der gleichen Beleuchtungsintensität gezogen. Bei Kultur am Licht machen sich die ersten Zeichen der Keimung schon nach 2—3 Tagen bemerkbar.

Anthoceros tjipanasanus bildet stets auch bei geringer Beleuchtungsintensität unmittelbar aus der Spore heraus einen Zellkörper (Fig. 6a), der bereits nach ca. 6—8 Zellen das erste Rhizoid zur Entwicklung bringt. Der Keimling wächst anfänglich zu einem walzenförmigen Ge-

1) Zusammensetzung der Nährlösung: $MgSO_4$ 0,1 g, KH_2PO_4 0,25 g, $NaNO_3$ 0,1 g, $Fe_3(PO_4)_2$ 0,02 g oder $FeSO_4$ 0,01 g auf 1 l Wasser.

bilde heran, später verbreitert er sich zu einem noch immer winzigen bandförmigen Thallus, der dann bald eine Gabelung erfährt. Die junge Pflanze hat bereits die gleiche dunkelgrüne Farbe wie die erwachsene, der Rand ist glatt, ohne jegliche Ausbuchtung.

Der Keimling von *Aspiromitus sampalocensis* (Fig. 6b) ist hiervon jederzeit leicht zu unterscheiden. Der weitaus größte Teil der Sporen treibt einen langen Keimschlauch. Der Chromatophor ist langgestreckt und rückt an die Spitze vor. Bereits am 5. Tage nach der Aussaat wird die erste Querwand gebildet, der bald darauf eine zweite folgt. Gleichzeitig mit der dritten Querwand wird die Spitzenzelle durch eine Längswand in zwei Zellen zerlegt, die durch eine weitere senkrecht auf der Ebene der ersten stehende Längswand verdoppelt werden (Fig. 6c, d).

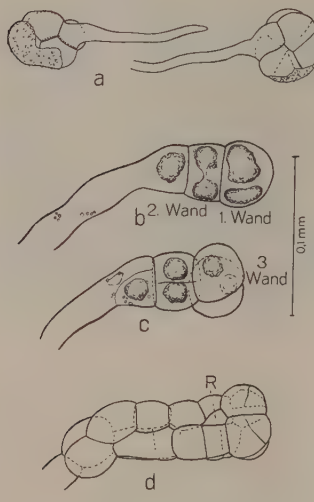


Fig. 6. Sporenkeimung. — a Zellkörper von *Anthoceros tjipanasanus*. — b, c, d Aufeinanderfolgende Stadien bei der Keimung von *Aspiromitus sampalocensis*. Die mit R bezeichnete Zelle wächst zu einem Rhizoid aus.

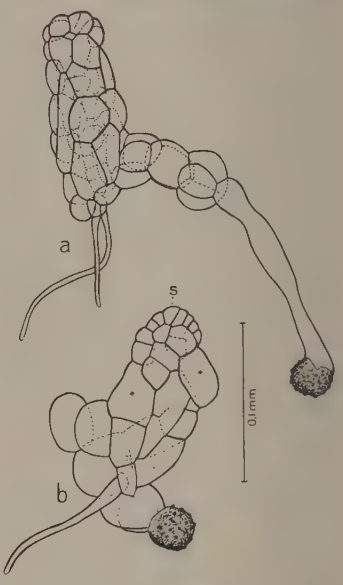


Fig. 7. a Älterer Keimling von *Aspiromitus sampalocensis*. — b Desgleichen. Durch einen stärkeren Teilungsvorgang an der Spitze wurde die Scheitelzelle S angelegt. Bei den mit Stern bezeichneten Stellen sind die darunterliegenden Zellen nicht eingezeichnet.

Nicht immer stehen die neu angelegten Zellwände aufeinander senkrecht oder nahezu senkrecht. Bald treten auch schiefe Wände auf, die am Rande kleine Zellen abgliedern, welche zu Rhizoiden auswachsen und den langgestreckten, zylindrisch gewordenen Zellkörper im Substrat verankern.

Hat der Zellkörper ca. 50 Zellen ausgebildet (Fig. 7a), so setzt an der Spitze ein Teilungsvorgang ein, der dem eigentlichen Vegetationspunkt den Ursprung gibt. Janczewski (1872) hat darauf aufmerksam gemacht, daß die Anthoceroteen nicht mit einer einzigen Scheitelzelle wachsen, sondern deren mehrere besitzen, die er „Scheitelfläche" nennt. Fig. 7b zeigt einen Keimling von *Aspiromitus sampalocensis*, der eben diese Scheitelkante ausgebildet hat. Das Aussehen des typischen Vegetationspunktes geht noch deutlicher aus den Längs- und Flächenschnitten hervor, die auf den Fig. 8a, b für *Anthoceros tjipanasanus* abgebildet sind.

Nicht immer aber bildet sich bei *Aspiromitus sampalocensis* nach der Sporenkeimung ein langer Keimschlauch aus, in weniger häufigen Fällen entsteht in der gleichen Kultur ein Zellkörper direkt neben der

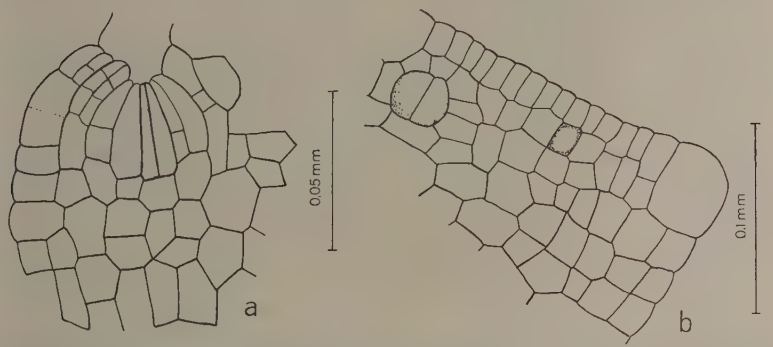


Fig. 8. a Flächenansicht der Scheitelzelle von *Anthoceros tjipanasanus*. — b Längsschnitt durch die Scheitelzelle von *Anthoceros tjipanasanus*, die ältere Antheridienhöhle mit nur zwei Antheridien.

Spore. Nach Lotsy (1909, S. 63) keimen Sporen bei schwachem Licht mit Keimschlauch, bei normalem Licht mit Zellkörper. Folgende Beobachtungen bestätigen dies: Führt man die Sporenaussaat so aus, daß die Sporen klumpenweise beisammen liegen oder legt man reife, mit den Sporen noch angefüllte Sporogonstücke aus, dann tritt bei mäßigem Licht immer eine Keimung mit Keimschlauch ein. Stellt man die Schalen jedoch in helles Licht, so erfolgt auch bei Dichtsaat Keimung mit Zellkörper. Die Keimung mit Keimschlauch ist also nichts anderes als eine Art der Vergeilung, wie sie bei allen grünen Pflanzen zu beobachten ist.

Im Dunkeln erfolgt keine Keimung, auch nicht auf mineralischen Nährlösungen verschiedener Konzentration (0.46 %, 0,05 %, 0,02 %, 0,00 %) mit Agarzusatz.

Abhängigkeit der Sporenkeimung und des Wachstums vom pH des Nährbodens.

Auf mit Nährlösung von verschiedenem pH angefeuchteten Tonplatten keimten die Sporen nicht. Es mußten also Agarböden verwendet werden, die bei größerer Infektionsgefahr den Nachteil haben, daß das pH bei der Sterilisation stark verändert wird, wenn nicht besondere Maßnahmen ergriffen werden. Um ein bestimmtes pH zu erzielen, wurde wie folgt vorgegangen: Das pH steriler Nährlösungen von doppeltem Mineralgehalt wurde zwischen 4 und 8 abgestuft. In jede Petrischale wurden 15 ccm Nährlösung und 15 ccm destillierter Wasseragar gegeben, nach Durchmischung jeweils 2 ccm steril herausgenommen und der pH-Wert mit Universalindikator nach Merckschen Tabellen festgestellt. Auf solche Böden vom pH 4, 4,5, 5, 5,7, 6, 7,5 wurden eine Anzahl ausgereifter Tetraden ausgelegt.

Keimung trat bei allen Stufen ein, das Wachstum verlief aber ganz verschieden. Bei pH 4 kamen die Keimlinge nicht über das Anfangsstadium hinweg, sie gingen zugrunde. Bei pH 4,5 blieben sie am Leben, wuchsen aber sehr langsam. Auf den Böden zwischen pH 5 und 7 ausschließlich gediehen die Keimlinge sehr gut. Das Optimum lag bei 5,7 und 6. Auf pH 7 und besonders 7,5 kamen sie nur mehr langsam vorwärts.

2. Die Entwicklung der Geschlechtsorgane.

a) Antheridienentwicklung bei *Aspiromitus sampalocensis.*

Die Anlage des ersten Antheridiums erfolgt bei den auf Agar gezogenen jungen Pflanzen, sowie sie eine Größe von ca. 4 mm erreicht haben. Dem ersten folgen rasch eine größere Anzahl. Der Vorgang wurde am lebenden Material vermittelst dünner Handschnitte durch den Vegetationspunkt festgestellt. Bezeichnen wir die Scheitelzelle mit n, das jüngste von ihr abgegliederte Segment mit n—1, das nächste mit n—2 usw., so beobachtet man die erste sichere Anlage einer Antheridialhöhle bereits im Segment n—4.

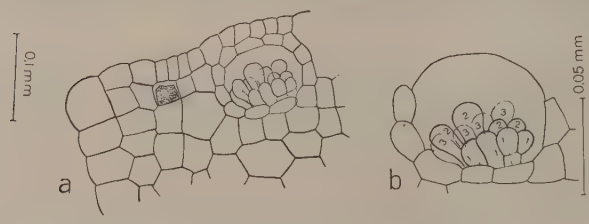


Fig. 9. a Erste Anlage eines Antheridiums und eine weiter fortgeschrittene Antheridialhöhle mit 12 Antheridien. – b Letztere stärker vergrößert. Beide für *Aspiromitus sampalocensis.*

Eine Zelle unter der Epidermis (Fig. 9a) hebt sich aus ihrer Umgebung durch dunkleren Plasmainhalt deutlich ab und beginnt sich von der

darüberliegenden Zellschicht abzulösen. Die Ablösung wird zuerst in den Ecken sichtbar. Diese Antheridialmutterzelle geht nun aber nicht sofort die Teilungsschritte ein, die zur Entstehung eines typischen Antheridiums nötig sind, sondern teilt sich vorerst durch aufeinander senkrecht stehende Längswände in 4, 8 und noch mehr Zellen (Fig. 9b). Verfasser gelang es, 12 einwandfrei zu zählen und zu zeichnen, die wenigstens im oberen Teil voneinander abgelöst in einer kleinen Höhle beieinander standen. Die fernere typische Ausbildung von der Antheridienmutterzelle bis zum fertigen Antheridium wurde bereits von Waldner (1878) für *Anthoceros laevis* und *Anthoceros punctatus*, ferner für eine neuseeländische Art geschildert.

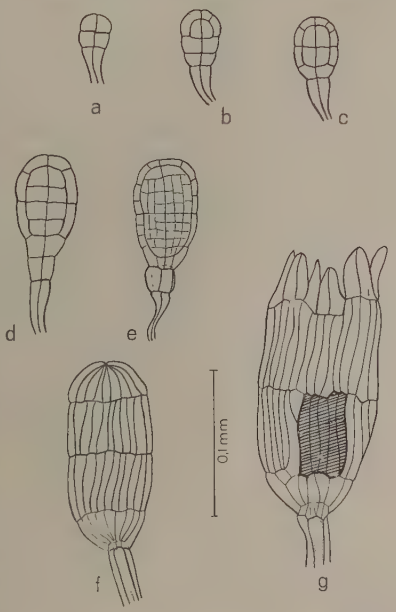


Fig. 10. Antheridien-Entwicklung von *Aspiromitus sampalocensis*. f und g zeigen die gut ausgebildete Öffnungskappe. Für die vergleichenden Messungen der Zellgröße des 2. Stockwerkes der Antheridienwandung von Haplont und Diplont wurden jeweils die schraffierten Zellgruppen verwendet.

Der Verlauf ist kurz folgender: Die Antheridienmutterzelle teilt sich durch zwei aufeinander senkrecht stehende Längswände in vier Zellen von gleicher Größe (Zylinderquadranten). Durch eine Querwand auf halber Höhe zerfällt das Antheridium in zwei Stockwerke, ein apikales und ein basales. In letzterem wird nun in der Regel durch abermalige Querteilung eine niedere Scheibe abgeschnitten und nun erfolgt im apikalen Stockwerk die Differenzierung in Innen- und Außenzellen durch zur Oberfläche des Antheridiums parallele Wände. Derselbe Vorgang tritt dann auch in der niederen Querscheibe ein. Der untere Teil des Antheridiums wird in mehrere Stockwerke von je vier quadrantisch geordneten Zellen geteilt. Die 4 Innenzellen des oberen Stockwerks, der niederen Querscheibe und zumeist auch des nächst tiefer gelegenen Stockwerkes bilden den Körper des Antheridiums (bzw. Urmutterzellen der Spermatozoiden), die noch tiefer gelegenen Quadranten den Stiel des Antheridiums. Die weiteren Teilungen der Wand- und Innenzellen erfolgen

mit großer Regelmäßigkeit durch rechtwinklig sich schneidende Wände, die auf der Oberfläche des Antheridiums senkrecht stehen.

Die Ausbildung der männlichen Geschlechtsorgane von *Aspiromitus* verläuft nach demselben Typus mit der Abänderung, daß keine Querteilung des basilaren Stockwerkes und damit keine Abgrenzung einer niederen Querscheibe eintritt (Fig. 10a, b, c).

Die starke Teilungsgeschwindigkeit in den Aspiromitusantheridien hält auch weiterhin an, bei den älteren strecken sich die Stiele und machen damit der großen Menge neu gebildeter junger noch stielloser Antheridien Platz. Die Antheridienhöhle nimmt dabei ebenfalls gewaltig an Umfang zu, so daß sie makroskopisch als deutlich sichtbarer Kegel über die Oberfläche herausragt. Auf gut ernährten Pflanzen trifft man in der Regel innerhalb einer einzigen Höhle ca. 60 Antheridien der verschiedensten Entwicklungsstufen an, so daß man hierdurch in der Lage ist, an einem einzigen Exemplar den gesamten Gang beim Aufbau des Antheridiums zu studieren (Fig. 10a–g). Goebel hat (1928) das Aussehen eines voll ausgebildeten Antheridiums von *Aspiromitus gracilis* beschrieben und auch abgebildet (Fig. 113, 114, Tafel 10). Seine Angaben stimmen mit den Befunden an den Antheridien des *Aspiromitus sampalocensis* vollkommen überein. Auch die des letzteren sind schlank, keulenförmig, auf verhältnismäßig langen Stielen und weisen die charakteristische Einteilung der Wandung in vier Stockwerke auf. Das oberste Stockwerk bildet die Öffnungskappe, beim Aufspringen des Antheridiums trennen sich die Zellen einzeln oder paarweise an den Längswänden, so daß der Inhalt sich ins Freie ergießen kann. Die auseinanderklaffenden Zellen der Öffnungskappe bleiben mit dem übrigen Antheridium in Zusammenhang; selbst an ganz alten, längst entleerten Organen sind sie noch vorhanden. Die Wandungszellen enthalten stets je einen langgestreckten Chloroplasten, der sich erst unmittelbar vor der Reife bräunt. Die reifen funktionsfähigen Antheridien werden durch den sich streckenden Stiel direkt an die Öffnung der Antheridienhöhle gebracht und können bei der nächsten Benetzung ihren Inhalt auf die Oberfläche des Thallus ergießen, von wo er weiblichen Pflanzen leicht zugeführt werden kann.

b) Die Antheridialhöhlen bei *Aspiromitus sampalocensis* und ihre Funktion.

Bei der schon erwähnten außerordentlich hohen Zahl von ca. 60 Antheridien, von denen oft über 20 schon voll ausgebildet sind, ist es begreiflich, daß die dazugehörige Höhle ganz ansehnliche Ausmaße erreicht, so daß sie makroskopisch als deutlicher Kegel sichtbar wird.

Diese Höhlen sind doch von besonderem Interesse. In jugendlichem Zustand sind die Antheridien noch eingesenkt, die Decke der Höhle ist nur wenig hervorgewölbt. Mit zunehmendem Wachstum wandelt sich ihre Form zu einem immer steiler werdenden Kegel, dessen Spitze sich schließlich öffnet. Die Öffnung der Höhle geschieht durch Verschleimung der Spitzenzellen. Dies ergab sich aus folgender Beobachtung: An lebenden, unter dem Präpariermikroskop liegenden Thalli suchte ich mir gerade die Stellen heraus, an denen die Höhlen eben noch nicht geöffnet waren. Nun fand ich öfters Kegel, bei denen die Spitze braun war, was mich sofort an den gleichfarbigen externen Schleim erinnerte, der ständig an den Vegetationspunkten anzutreffen ist. Ich setzte den Thallus nun unter Thionin und fand nach dem Abspülen des überflüssigen Farbstoffes die Spitze des beobachteten Kegels violett überfärbt, ein Beweis, daß die oberste Zellschicht tatsächlich verschleimt war. Die Decke der Höhle besteht aus zwei Zellschichten, bei beginnnender Reife der Antheridien im Innern der Höhle lockert sich der feste Verband der mit Schleim versehenen Zellen, die sich dann zurückschlagen. Sie umgeben die Öffnung der Höhle wie mit einer Halskrause.

Die Vermutung, daß diese einzelnen losgelösten Zellen vielleicht als eine einfache Form von Brutzellen fungieren könnten, erwies sich als irrig. Alle auf Agar ausgelegten Zellen dieser Art gingen zugrunde.

Antheridialhöhlen und Wasser: Bringt man auf einen Thallus unter dem Präpariermikroskop einige Tropfen Wasser, so kriecht dieses auf der feuchten Oberfläche weiter, steigt dann langsam an der Wand der Antheridienhöhle in die Höhe und durchdringt die Halskrause. Durch den lockeren Verband der Halskrausenzellen und vielleicht durch kapillare Leitung an der inneren Wandung der Öffnung von oben nach unten gelangt das Wasser in das Innere der Höhle, die sich dann meist plötzlich von unten her vollfüllt. Ich bin überzeugt, daß beim Gießen oder natürlich durch Regen sich die Höhle auch direkt durch die Öffnung hindurch mit Wasser füllen kann (im Gegensatz zu Goebel, Organographie II, S. 524), da der kapillare Widerstand durch die beträchtliche Weite der Öffnung so gering sein dürfte, daß er von einem fallenden Regentropfen leicht überwunden wird. Der im Innern reichlich vorhandene Schleim übt dann durch seine Quellung einen Druck auf die Antheridien aus und bringt diese zum Platzen, wodurch das Freiwerden der Spermatozoiden erfolgt.

c) Antheridienentwicklung bei *Anthoceros tjipanasanus*.

Die Entwicklung der Antheridien verläuft bei dem monözischen *Anthoceros tjipanasanus* im wesentlichen genau so, wie es bei *Aspiromitus*

sampalocensis beschrieben ist. Junge aus Sporen erzogene Pflänzchen mit ca. 6 mm Größe beginnen Antheridien auszubilden. Die erste Anlage aus einer Zelle unter der Epidermis läßt sich bereits im vierten Segment nach der Scheitelzelle erkennen (Fig. 8b). Die Zelle bleibt zunächst noch in innigem Zusammenhang mit dem Nachbargewebe, teilt sich dann durch eine Längswand in zwei Anlagen, manchesmal durch eine zweite Längswand in vier. Jetzt erst beginnen sie sich aus dem übrigen Zellverband abzulösen und jede für sich die Teilungsschritte durchzumachen, welche für das *Anthoceros*-Antheridium typisch sind. Die Zahl der Antheridien pro Höhle wechselt zwischen zwei, drei und vier. Wenn mehr als vier Einzelantheridien pro Höhle vorkommen, so hat dies seine Ursache in der Verschmelzung zweier ursprünglich nahe beieinander stehender Höhlen.

Das Aussehen der männlichen Organe ist von denen bei *Aspiromitus* wesentlich verschieden. Sie sind hier von plumper, mehr kugeliger Gestalt, der Aufbau der Wandung aus Stockwerken ist nicht ausgeprägt. Die oberen Zellen des Antheridiums, der Öffnungskappe bei *Aspiromitus* entsprechend, sind groß und dick und bilden zwar eine Art von Öffnungsmechanismus, der aber so wenig vollkommen entwickelt ist, daß sein Vorhandensein leicht übersehen werden kann. Die Farbe der Wandung ist in jungem Zustand grün, in älterem ziegelrot bis braun.

Die Antheridialhöhlen bei *Anthoceros tjipanasanus* sind wegen ihres an Masse geringeren Inhaltes kleiner als bei *Aspiromitus sampalocensis*, sie ragen deshalb auch nur als flache Wölbungen über den Thallus hervor. Bei der Reife der Antheridien, die fast gleichzeitig erfolgt, verschleimen die Deckschichten in großem Ausmaß, so daß es vielfach den Anschein erweckt, als stünden die Antheridien direkt auf dem Thallus. Die Ausbildung eines Öffnungskegels mit einer deutlichen Halskrause unterbleibt. Die Häufigkeit der Antheridialhöhlen wird in einem späteren Abschnitt gesondert behandelt.

d) Archegonentwicklung bei *Aspiromitus sampalocensis* und *Anthoceros tjipanasanus*.

Die Entwicklung der Archegonien wurde ebenso wie die der Antheridien an Handschnitten durch den Vegetationspunkt studiert. Es zeigte sich, daß zwischen dem diözischen *Aspiromitus* und dem monözischen *Anthoceros* in der Anlage der weiblichen Geschlechtsorgane keinerlei Unterschied besteht. Die erste Differenzierung läßt sich bis zum Segment n—2 zurückverfolgen (Fig. 11a, b). Auch ein Vergleich mit den Abbildungen in Goebels Organographie II, S. 530, Fig. 6—12, die sich auf Anthoceros beziehen, zeigte, daß sich *Aspiromitus* und *Anthoceros* in der Anlage der Archegonien nicht unterscheiden.

e) Die Zahl der Archegonien.

Die Längsschnitte durch die Scheitelzelle lassen erkennen, daß eine ganze Anzahl von Archegonien in kurzem Abstand voneinander angelegt werden. In einem späteren Kapitel, in dem das Verhältnis der männlichen zu den weiblichen Organen geprüft werden soll, wird über die Zahl der von jeder Scheitelzelle gebildeten weiblichen Geschlechtsorgane noch weiter die Rede sein. Ich möchte nur insofern vorgreifen, als hier bereits erwähnt werden soll, daß jede Scheitelzelle im Mittel ca. acht Archegonien erzeugt, die sowohl hintereinander als auch nebeneinander stehen. Wenn diese Anzahl erreicht ist, dann ist gewöhnlich das sie erzeugende Thallusstück so stark herangewachsen, daß es sich durch Teilung der Scheitelregion gabelt. Zwischen den beiden Hälften schiebt sich ein Mittellappen ein, der sich ständig vergrößert und die beiden Schwestervegetationspunkte immer weiter voneinander entfernt.

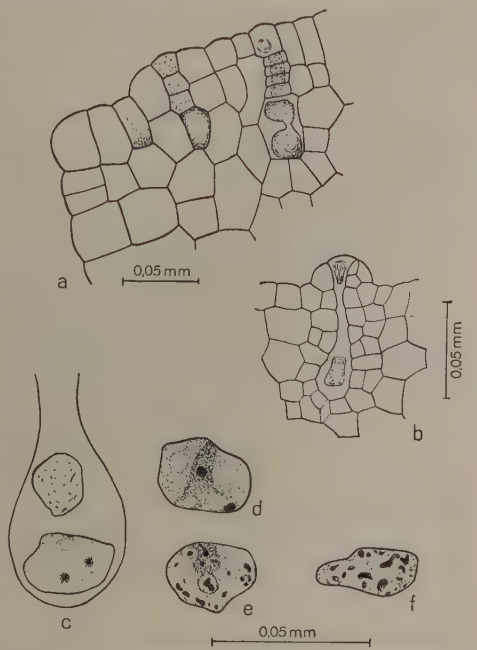


Fig. 11. a Längsschnitt durch den Vegetationspunkt von *Anthoceros tjipanasanus* mit Anlagen von Archegonien. Die erste Anlage eines Archegons ist eine Oberflächenzelle. Bei der ältesten Anlage befindet sich der Chromatophor in Teilung. Die obere Hälfte gehört der künftigen Bauchkanalzelle, die untere der Eizelle an. – b Befruchtungsfähiges Archegon. — c u. d Eizelle 3 Tage nach der Befruchtung; der ♂ und der ♀ Kern noch nicht miteinander verschmolzen. – e, f Eizelle 3 Wochen nach der Befruchtung. Infolge der Hemmungswirkung eines schon vorhandenen Sporogons sind die Kerne degeneriert.

3. Der Sporophyt.

Über den Sporophyten der Anthoceroteen ist eine umfangreiche Literatur vorhanden. Leitgeb (1876) untersuchte die Entwicklung aus der Eizelle, die Differenzierung in Wandzellen, sporogene Schicht und Columella. Lorbeer (1924) beschrieb das Aufreißen des Sporogons

an zwei gegenüberliegenden Linien. Scherrer (1915) erklärt das Auftreten eines einzigen Chromatophors in den Zellen des diploiden Sporophyten. Goebel (1928) wies nach, daß beim Anthoceroteen-Sporogon die Differenzierung in fertile und sterile Zellen dadurch zustande kommt, daß eine zunächst noch indifferente Archesporzelle sich in eine sterile und fertile teilt in der Weise, daß die Elateren aus Zellen hervorgehen, die von der einen Archesporzelle durch schief zur Längsachse verlaufende Wände abgetrennt werden („Sporelaterteilung"). Die Richtung dieser Wände ist in den aufeinanderfolgenden Archesporzellen eine verschiedene. Die Elatermutterzellen erfahren frühzeitig schon Querteilungen, können sich auch verzweigen und wachsen um die Sporenmutterzellen herum. Die Enden der Zellfäden bleiben bei *Aspiromitus* frei, während sie bei *Anthoceros* sekundär zu einem Netzwerk vereinigt sind.

Die Elateren von *Aspiromitus sampalocensis* und *Anthoceros tjipanasanus* wurden bereits auf S. 87 charakterisiert. Ich wiederhole nochmals kurz: *Anthoceros tjipanasanus* als Vertreter der Anthoceroteen hat kurze Elateren mit mäßig starker Wandverdickung, ohne Spiralband und von hellbrauner Farbe mit deutlich sichtbarem Zellumen. *Aspiromitus sampalocensis* als *Aspiromitus*-Art bildet lange Fäden von schwarzbrauner Farbe mit starker Wandverdickung und nur schwer sichtbarem Lumen aus.

Jede Sporenmutterzelle liefert durch zwei Teilungsschritte die vier Sporen einer Tetrade, die sowohl bei *Aspiromitus sampalocensis* als auch bei *Anthoceros tjipanasanus* bei der Reife noch in festem Zusammenhang stehen.

Die Fruchtbarkeit des *Aspiromitus sampalocensis*.

Läßt man in einem Kulturkasten männliche und weibliche Pflanzen willkürlich durcheinander wachsen, so bringt jede Rosette zahlreiche Sporogone hervor. Auffallend ist hierbei die Tatsache, daß sämtliche Sporogone ungefähr gleichalterig sind, wobei jedoch keine jahreszeitlichen Unterschiede zu bemerken sind. Nach vollendeter Fruktifikation sterben die Thalli nicht vollkommen ab, wie dies z. B. bei *Aspiromitus gracilis* der Fall ist, meistens wachsen von den zahlreich vorhandenen Emergenzen einige am Rand aus und bilden somit neue Pflanzen.

Zählt man nun die Sporogone einer Rosette und setzt sie in Beziehung zu der Anzahl der Vegetationspunkte, so findet man, daß sich verhält: Anzahl der Vegetationspunkte zu der Anzahl der Sporogone wie 3 : 1. Wenn wir dieses Verhältnis näher betrachten, ergibt sich, daß eine gewaltige Überproduktion an Archegonien stattfindet, nachdem im Mittel

von 24 Archegonien erst ein einziges seinen Zweck erfüllt und als Sporogon der Fortpflanzung der Art dient. Um von Zufälligkeiten bei der Vereinigung von Spermatozoon und Eizelle unabhängig zu sein, wurden Versuche angestellt, die zeigen sollten, ob die Fruchtbarkeit nicht durch künstliche Befruchtung erhöht werden könnte.

4. Künstliche Befruchtung.

Es wurden 11 große, gut ausgebildete Rosetten mit insgesamt 268 Vegetationspunkten 3 Wochen lang jeden Tag hinreichend mit Spermatozoiden versorgt. Dies geschah in folgender Weise:

1. Auf die Oberfläche des weiblichen Thallus wurde reichlich Wasser aufgegeben und dahinein nun Stücke der männlichen Pflanze mit großen Antheridialhöhlen gelegt.

2. Auf die männlichen Pflanzen gab ich Wasser und wartete so lange ab, bis die Spermatozoen aus den Antheridienhöhlen als weiße, schleimige Masse herausquollen. Nun wurde der Flüssigkeitstropfen samt den Spermatozoiden mit einer feinen Pipette aufgenommen und auf die weiblichen Pflanzen übertragen.

Auf Grund dieser Behandlung entstanden an den 11 Rosetten insgesamt 91 Sporogone, was bei 268 Vegetationspunkten wiederum einem Verhältnis von Vegetationspunkt : Sporogonenzahl = 3 : 1 entspricht. Daraus ergibt sich:

Bei diözischen *Aspiromitus*-Arten, welche an gemeinsamem natürlichen Standort wachsen, also männliche und weibliche Pflanzen in einem Rasen dicht beieinander, äußert sich maximale Befruchtung in dem oben genannten Verhältnis von 3 : 1.

Dieses Verhältnis ändert sich auch nicht, wenn die Befruchtungsmöglichkeiten künstlich erhöht werden.

Es erhebt sich nun die Frage, warum nicht mehr Sporogone zur Ausbildung gelangen. Jeder Vegetationspunkt bildet doch im Mittel 8 Archegonien aus, die bei fortdauerndem Vorhandensein von Spermatozoiden doch alle befruchtungsfähig wären. Um bei den obigen Zahlen zu bleiben: 268 Vegetationspunkte könnten gemäß der Zahl der ausgebildeten Archegonien mindestens 2000 Sporogone statt ungefähr 91 erzeugen. Man findet tatsächlich auch auf einer Rosette niemals Sporogone hintereinander, sondern immer nur nebeneinander auf verschiedenen Lappen. Es müssen also Faktoren im Spiele sein, die eine Entwicklung aller Eizellen hintanhalten. Bei dieser Frage ist es vor allem wichtig, klarzulegen, ob die Ausbildung der Sporogone unterbleibt, weil die Eizellen

nicht befruchtet werden oder weil nach dem Eindringen der männlichen Sexualkerne in die Eizelle die weitere Entwicklung unterbleibt.

Zur Aufklärung sollten zwei Serien von Mikrotomschnitten durch Thalli dienen, die in der gleichen oben angeführten Weise künstlich befruchtet worden waren, aber bereits ein fruktifizierendes Sporogon aufwiesen, dem Hemmungen zugeschrieben werden konnten.

Aus den Mikrotomschnitten ging hervor, daß dem Eindringen der Spermatozoen keinerlei Hindernisse im Wege standen. Die Archegonien waren geöffnet und ganz normal mit Schleim erfüllt. In den Eizellen der ersten Schnittserie von Thalli, die nur 3 Tage lang alle 24 Stunden mit Spermatozoiden versorgt worden waren, wurden tatsächlich je zwei Kerne gefunden, die aber nicht miteinander verschmolzen waren, sondern in beträchtlicher Entfernung auseinander lagen (Fig. 11c, d). Es ließ sich dabei allerdings nicht mit Sicherheit nachweisen, daß der eine der beiden Kerne wirklich einem Spermatozoon entstammte, doch kann dies kaum zweifelhaft sein, da apogame Entwicklung der Eizelle nicht vorkommt.

Die zweite Schnittserie von einem Thallus, der 3 Wochen lang befruchtet worden war, zeigte eine merkwürdige Erscheinung. In allen Eizellen waren nicht mehr zwei deutliche Kerne feststellbar, sondern zahlreiche unregelmäßig geformte Massen, die sofort den Eindruck einer ziemlich stark fortgeschrittenen Auflösung erweckten (Fig. 11e, f). Keine der aufgefundenen 16 Eizellen zeigte eine Zellteilung als Beginn der Embryobildung. Dies läßt sich nur so erklären, daß das bereits vorhandene Sporogon Stoffe irgendwelcher Art ausscheidet, welche die Verschmelzung der beiden Sexualkerne verhindert und deren langsame Auflösung bedingt. Ein Nachweis für die Anwesenheit solcher Stoffe (hormonaler Art?) konnte nicht erbracht werden. Die Beschränkung in der Zahl der ausgebildeten Sporogone wird aber begreiflich, wenn man berücksichtigt, welche Stoffmengen zum Aufbau eines Sporogons nötig sind und welche Ansprüche dabei an den Mutterthallus gestellt werden. Wenn man bedenkt, daß oft winzige Thalli im Gewicht von 20 mg ein Sporogon von 5 mg Gewicht erzeugen (oder 32 mg bzw. 26,8 mg Thallus ein Sporogon von 4 bzw. 5,8 mg), dann leuchtet es sofort ein, daß ein solches Pflänzchen nicht imstande ist, zu gleicher Zeit noch ein zweites Sporogon zu ernähren. Allerdings kann man hierbei einwerfen, daß das Sporogon infolge seines Chlorophyllgehaltes einen Teil des zum Aufbau nötigen Materials durch Eigenassimilation selbst produzierte. Inwieweit dies geschieht, soll im folgenden Kapitel behandelt werden.

5. Die Frage der Ernährung des Sporophyten.

Ist der Sporophyt ein „Parasit" des Gametophyten?

Um diese Frage entscheiden zu können, ist es nötig, das Ausmaß der Eigenassimilation des Sporogons zu bestimmen. Dies läßt sich erreichen, wenn man Vergleichskulturen anstellt zwischen Sporogonen mit ungestörter Eigenassimilation und solchen, bei denen diese künstlich unterbunden wird. Drei Wege sind gangbar: a) Entzug des zur Assimilation unbedingt nötigen Lichtes, b) Entzug des Kohlendioxyds, c) Unterbrechung der Stoffleitung aus dem Mutterthallus.

a) Lichtentzug.

Es wurden zunächst solche Thalli von *Aspiromitus sampalocensis* ausgesucht, bei denen mehrere junge Sporogone im gleichen Alter vorhanden waren, die das Marsupium durchbrochen hatten und ungefähr 10 mm lang waren. Die eine Hälfte der Sporogone wurde nun durch Aufsetzen von Hülsen verdunkelt, die andere Hälfte im Lichte belassen, um entsprechende Vergleichsobjekte zu haben. Besonders günstig ist für diese Versuche die Tatsache, daß bei einem normalen kräftigen Thallus alle Sporogone annähernd gleich lang werden und alle bei ungefähr gleicher Länge zu fruktifizieren beginnen, so daß wenig Wahrscheinlichkeit besteht, daß irgendwelche auftretenden Veränderungen in der Länge durch natürlich bedingtes stärkeres oder schwächeres Wachstum hervorgerufen werden.

In einer Reihe von Vorversuchen wurden verschiedene Materialien als Verdunkelungshülsen herangezogen. Wenig günstig erwiesen sich Stroh- oder Grashalme, die mit Tusche geschwärzt waren, ferner gerolltes schwarzes Papier, das mit Gummilösung verklebt wurde. Diese organischen Stoffe nahmen leicht übermäßig Feuchtigkeit auf und leisteten Fäulnis und Pilzbefall allzusehr Vorschub. Für die Hauptversuche wurde deshalb Aluminiumfolie verwendet, welche mehrmals um eine Präpariernadel gewickelt worden war. Das obere Ende des Röllchens wurde abgeknickt, wodurch die Öffnung sicher verschlossen war. Diese Hülsen erwiesen sich in dem grellen Lichtstrahl einer elektrischen Bogenlampe als absolut lichtdicht. Sie wurden auf das Marsupium aufgeklemmt, wodurch auch ein Lichteinfall von unten her ausgeschlossen war.

Ergebnis. Nach 4wöchentlicher Versuchsdauer wurden die jeweils an einem Thallus teils im Licht, teils im Dunkeln herangewachsenen Sporogone miteinander verglichen. Dabei zeigte sich, daß das in der Dunkelheit erwachsene Sporogon um ein Drittel bis ein Viertel länger, etwas dünner und heller grün als das belichtete, also etioliert war. Die Chro-

matophoren in den Zellen der Sporogonwandung waren kleiner, da sie sich während der Dunkelheit zusammenziehen; darauf ist die hellere Farbe des Sporogons zurückzuführen. Ein Querschnitt durch ein normales Sporogon zeigt im Mittel ungefähr 10 Sporenmutterzellen, durch das verdunkelte nur etwa 7, so daß die Gesamtzahl der erzeugten Sporen trotz der Verlängerung des Sporogons ungefähr die gleiche bleibt. Ein Vergleich auf Größe, Aussehen, Keimfähigkeit der reifen Sporen brachte keine Unterschiede. Ausbildung und Größe der Elateren waren gleich, ebenso die Häufigkeit der Spaltöffnungen. Selbst die gleichen Anomalien in der Ausbildung der Spaltöffnungen wurden bemerkt. Verdunkelung und damit Ausschaltung der Eigenassimilation macht sich demnach nicht wesentlich störend auf den Entwicklungsgang bemerkbar.

Die Prüfung der Chloroplasten der Wandzellen und der Sporenmutterzellen auf Stärke verlief positiv. Die Blaufärbung war zwar wesentlich schwächer als bei hellgehaltenen Sporogonen, aber immerhin deutlich sichtbar. Da die Verdunkelungshülsen absolut lichtdicht abschließen, kann die vorgefundene Stärke in den Pyrenoiden der Chloroplasten nicht durch Eigenassimilation entstanden sein, sie muß vielmehr auf andere Weise dorthin gekommen sein. Es können für die Blaufärbung auch nicht Relikte von früherer, im Licht gebildeter Stärke in Frage kommen, da die Teile, denen die Probestücke entnommen wurden, ja alle erst in der Dunkelheit gewachsen waren. Es bleibt somit nur noch die Annahme übrig, daß nach Leitung von Baustoffen aus dem Thallus in das Sporogon diese in den Chloroplasten vorübergehend zu Stärke kondensiert wurden. Wenn man zum Vergleich sporogontragende Thallusstücke einige Wochen lang verdunkelt, werden die Chloroplasten klein, zusammengezogen und sind vollkommen stärkefrei. Jegliches, auch das geringste Wachstum von Thallus und Sporogon unterbleibt.

b) Kohlendioxydentzug.

Um die Eigenassimilation der Sporogone auszuschalten, wurde noch ein zweiter Weg beschritten. Sie wurden in kohlendioxydfreier Luft gehalten.

Auf die jungen Sporogone, die gerade das Marsupium durchbrochen hatten, wurden Absorptionsgefäße von nebenstehend abgebildeter Form (Fig. 12) aufgesetzt, die mit Natronkalk zur Aufnahme des Kohlendioxyds gefüllt waren. Die Öffnung des Gefäßes saß wiederum dicht auf dem Marsupium auf; um absolut sicherzugehen, wurde noch mit Wollfett oder Vaseline abgedichtet. Auch in dieser Atmosphäre wuchsen die Sporogone unbehindert weiter und erreichten auch hier eine etwas größere

Länge (1⅓). Es erhebt sich nun die Frage, worauf die Verlängerung des Sporogons zurückzuführen ist. Aus Versuchsserie 1 könnte man auf Etiolement schließen. Diese Annahme wird aber durch die zweite Versuchsserie widerlegt, wo im Licht ebenfalls eine Verlängerung zustande kam. Ferner spricht dagegen, daß bei Verdunkelung von Thallus samt Sporogon dieses sein Wachstum einstellt. Als Ursache der Verlängerung wurde dann die Erhöhung des Wasserdampfgehaltes angenommen und Versuche in dieser Richtung angestellt, die ein positives Ergebnis zeitigten. Wurden die Absorptionsgefäße statt mit Natronkalk mit Wasser gefüllt oder über die Sporogone statt Stanniol Glashülsen gesteckt, die der Kohlendioxydaufnahme nicht hindernd im Wege stehen, so trat ebenfalls eine Verlängerung auf, die der bei Versuchsserie 2 ungefähr gleichkam.

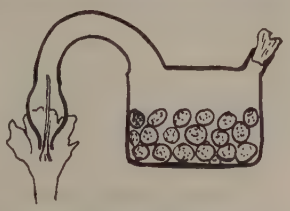


Fig. 12. Absorptionsgefäß, mit Natronkalk gefüllt, zur Herstellung eines kohlendioxydfreien Raumes, in den das Sporogon der Versuchspflanze hineinwächst.

c) Unterbindung der Nährstoffzufuhr aus dem Mutterthallus.

Es fragte sich in dieser Versuchsserie, inwieweit ein Sporogon Stoffe zu seinem Aufbau selbständig erzeugen kann. Eine Anzahl Sporogone von ungefähr 10 mm Länge schnitt ich aus dem Thallus heraus und brachte sie in Petrischalen: 1. auf geglühten groben Quarzsand, der mit einer mineralischen Nährlösung getränkt war[1]); 2. verpflanzte ich sie auf Agar.

Es ergab sich, daß bei manchen Sporogonen ein langsamer Zuwachs von höchstens 2 mm erfolgte, worauf die Sporen zur Reife gebracht wurden. Eine Aussaat dieser Sporen keimte sofort unter ganz normalen Umständen. In der gleichen Zeit, in der ein selbständiges Sporogon einen Zuwachs von 2 mm aufzuweisen hat, vergrößert sich ein in regulärem Zusammenhang mit der Mutterpflanze sich entwickelndes um 35—40 mm. In vielen Fällen war der Zuwachs aber kaum oder überhaupt nicht mehr meßbar.

Man könnte vielleicht einwerfen, daß die Substrate, auf denen das Wachstum der Sporogone hätte erfolgen sollen, nicht günstig gewesen seien. Dem widerspricht aber, daß kleine Stückchen des Gametophyten, die gleichzeitig mit dem Sporophyten auf das Substrat gebracht wurden, ebenfalls am Leben blieben und durch auswachsende Emergenzen neue kräftige Thallusstücke heranbildeten.

Schließlich wurden noch junge Sporogone von ungefähr 2 mm Länge vorsichtig aus dem Mutterthallus unter dem Präpariermikroskop heraus-

1) Zusammensetzung siehe Fußnote S. 91.

genommen, wobei besonders darauf geachtet wurde, daß der Fuß unverletzt blieb. Hierauf wurden sie in kräftige, nicht fruktifizierende weibliche Pflanzen transplantiert, um ihre Weiterentwicklung unter diesen fremdartigen Bedingungen zu beobachten. Die Transplantate blieben monatelang am Leben, behielten auch ihre frische grüne Farbe bei, ohne aber im geringsten weiter zu wachsen. Nach 2½ Monaten wurden durch eine solche Transplantationsstelle Schnitte geführt, die ergaben, daß weder am neuen Mutterthallus noch am Sporogon eine Veränderung vor sich gegangen war. Während der Embryo im natürlichen Zusammenhang mit dem Mutterthallus in der Umgebung seines Fußes lebhafte Zellteilungen auslöst, ist dies bei transplantierten nicht der Fall. Der Sporophyt hatte auf den Gametophyten keinerlei Einfluß ausgeübt.

6. Ergebnisse der Versuche.

Ein selbständiges Sporogon ist nicht befähigt, durch Eigenassimilation die Baustoffe für seinen Aufbau zu erzeugen. Die tatsächlich erfolgende Assimilation genügt aber, die selbständigen Sporogone am Leben zu erhalten und bereits vorhandene unreife Sporen zur Reife zu bringen.

Die Lieferung der Baustoffe obliegt bis auf einen verschwindend kleinen Restbetrag dem Mutterthallus.

Der Sporophyt ist als „Parasit" des Gametophyten anzusehen.

Aus der Tatsache, daß die Eigenproduktion des Sporophyten an Nährstoffen in keinem Verhältnis steht zu der Nährstofflieferung aus dem Mutterthallus, erklärt es sich auch, daß kräftige Thalli wesentlich längere und dickere Sporogone erzeugen als solche, die auf schlechtem Boden, eng gedrängt und in sehr jungem Zustand bei geringer Thallusgröße mit kleinen, dünnen Sporogonen fruktifizieren.

Abschnitt II. Genetischer Teil.

1. Erscheinung und Ursachen des Geschlechtsdimorphismus von *Aspiromitus sampalocensis*.

a) Sporen.

Ein wiederholt erwähntes auffallendes Merkmal der beiden Geschlechter von *Aspiromitus sampalocensis* besteht in ihrem beträchtlichen Größenunterschied, und zwar zeichnen sich die Weibchen durch größere Ausmaße vor den Männchen aus. Es fragt sich, von welchem Zeitpunkt an dieser Unterschied zuerst auftritt. Die Tetradensporen sind völlig gleich; nirgends sind geschlechtsspezifische Differenzen zu erkennen.

b) Sporenkeimung.

Die Möglichkeit, daß Unterschiede in der Art der Sporenkeimung durch das Geschlecht bedingt sein könnten, bestand. Da von *Aspiromitus sampalocensis* ohne viele Mühe im Zusammenhang befindliche Tetraden isoliert werden können, eignet er sich sehr gut zu Beobachtungen in dieser Richtung. Wenn man einzelne Tetraden auslegt, so müssen sich immer je zwei Sporen männlich, je zwei weiblich differenzieren, was tatsächlich der Fall ist. Die Keimung von 50 ausgelegten Tetraden verlief wie folgt: bei 50% keimten alle 4 Sporen mit Keimschlauch, bei 30% keimten 3 Sporen mit Keimschlauch, 1 mit Zellkörper; bei nur 20% keimten 2 Sporen mit Keimschlauch und 2 mit Zellkörper. Das sind bei 50 Tetraden: 165 Sporen mit Keimschlauch und nur 35 mit Zellkörper. Aus diesem Versuchsergebnis geht einwandfrei hervor, daß die Form der Keimung nicht geschlechtsspezifisch sein kann.

c) Geschlechtsdifferenzierung bei jungen Tetraden.

Nun interessiert vor allem die Frage, ob das Geschlecht der jungen Pflanzen vor der Ausbildung der Geschlechtsorgane an der Wuchsform erkannt werden kann.

Versuche: Es wurden einzelne Tetraden isoliert und auf Agar in Petrischalen aufgezogen. In den Agar wurden Quadrate von 1 cm Kantenlänge gestanzt, in jede Ecke jeweils eine Spore der Tetrade gebracht und mehrere Wochen ungestört dem Wachstum überlassen. Ihr Gedeihen wurde ständig beobachtet und von Zeit zu Zeit wurden alle vier Abkömmlinge einer Tetrade mit Hilfe des Mikroskops (bei sehr schwacher Vergrößerung) und Abbéschen Zeichenapparates im Bilde festgehalten. Dabei zeigte es sich, daß sich manchmal je zwei junge Pflänzchen in ihrem Aussehen auffallend glichen. Der Schluß, daß die beiden sich nun auch zum gleichen Geschlecht differenzieren würden, erwies sich als trügerisch. In vielen Fällen bildeten gerade die in ihrem Jugendstadium ähnlichen Pflanzen verschiedenes Geschlecht aus.

Zu ähnlichen Resultaten kam ich, als ich versuchte, junge Pflanzen, die kurz vor Ausbildung der Geschlechtsorgane standen, nach dem Habitus einem bestimmten Geschlecht zuzuordnen. Es zeigen sich in den Schalen mit Sporenaussaaten die verschiedensten Wuchsformen, einerseits ganz flache Thalluslappen, andererseits aufrecht stehende dicke Thalli, auch stark aufgeteilte junge Pflänzchen.

30 flache und 21 dicke Pflanzen wurden ausgewählt, auf Töpfe gepflanzt und ihre Geschlechtsdifferenzierung abgewartet. Von den

30 flachen wurden 14 weiblich und 16 männlich. Von den 21 dicken wurden 12 weiblich und 9 männlich.

d) Dimorphismus der erwachsenen Pflanzen.

Aus dem Vorstehenden geht einwandfrei hervor, daß das Geschlecht vor der Geschlechtsdifferenzierung an der Wuchsform nicht erkannt werden kann. Zu diesem Ergebnis kommt auch Lorbeer (1927, S. 16) bei Keimlingen von *Sphaerocarpus*. Der Größenunterschied der beiden Geschlechter wird also erst sichtbar, wenn das Männchen zur Ausbildung der Sexualorgane schreitet. Eine zahlenmäßige Erfassung dieser Unterschiede ist von Wert.

Der größte sichtbare Unterschied liegt in der Thalluslänge und -breite bei beiden Geschlechtern und ich versuchte daher, letztere zu messen.

Variabilität der Thallusbreite von *Aspiromitus sampalocensis* ♂ und ♀.

Messungen: Die Methodik war ziemlich einfach. An der Stelle der dichotomen Gabelung des Thallus wurde der senkrecht zur Längsrichtung stehende Abstand der Thallusränder mit Hilfe eines Stechzirkels gemessen und auf einem feinen Maßstab in $^1/_{10}$ mm abgelesen. Für die Aufstellung der Tabelle und der Variabilitätskurve der Thallusbreite wurden jeweils 70 Pflanzen gemessen.

Der Mittelwert für die Breite betrug für das Männchen 3,47 mm, für das Weibchen 4,50 mm.

Klassenstufe in mm	Männchen			Weibchen		
	Klassenfrequenz Anzahl	Summe der Klassenwerte in mm	Mittel des Klassenwertes in mm	Klassenfrequenz Anzahl	Summe der Klassenwerte in mm	Mittel des Klassenwertes in mm
2,8–3,0	6	17,1	2,85			
3,0–3,2	6	18,1	3,02			
3,2–3,4	11	35,8	3,25			
3,4–3,6	20	69,2	3,46			
3,6–3,8	13	47,1	3,62			
3,8–4,0	6	23,0	3,83			
4,0–4,2	6	24,2	4,05	5	20,2	4,04
4,2–4,4	—	—	—	7	29,6	4,23
4,4–4,6	2	8,8	4,40	20	88,9	4,45
4,6–4,8				15	69,7	4,65
4,8–5,0				10	48,7	4,87
5,0–5,2				5	25,0	5,00
5,2–5,4				3	15,8	5,27
5,4–5,6				5	27,2	5,45
Summe	70	243,3	3,47	70	325,1	4,50

Die von beiden Geschlechtern gewonnenen Kurven (Fig. 13) sind in ihrem Verlauf außerordentlich ähnlich. Die größere Thallusbreite

des Weibchens kommt deutlich zum Ausdruck. Interessant ist nun die Frage nach der

e) Ursache des Geschlechtsdimorphismus.

Lorbeer (1927) führt ihn bei *Sphaerocarpus*, welcher ihn ebenfalls deutlich erst mit Ausbildung der Geschlechtsorgane zeigt, auf genetische Einflüsse zurück. In einer späteren Arbeit (Lorbeer 1930) stellt er Unterschiede in der Chromatinquantität fest und damit zusammenhängend eine Beziehung zur Größe der Zellvolumina. Bei Untersuchungen Gerassimows an *Spirogyra*, Marchals und besonders Wettsteins an polyploiden Laubmoosen sind zahlreiche Fälle bekannt geworden, wo die Zellgröße bei Zunahme der Genomquantitäten wächst.

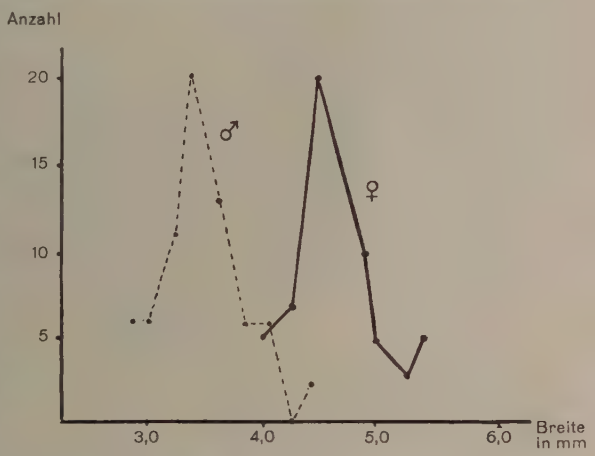


Fig. 13. Variabilitätskurve der Thallusbreiten von *Aspiromitus sampalocensis* ♂ und ♀. Die größere Thallusbreite der weiblichen Pflanzen geht daraus klar hervor.

Auch bei *Aspiromitus* ist, wie in einem späteren Kapitel gezeigt werden wird, ein Unterschied in der Chromatinquantität festzustellen, und zwar auch derart, daß die weibliche Pflanze ein geringes Plus aufzuweisen hat. Bei den Regenerationsversuchen am Sporophyten von *Anthoceros laevis* durch Bornhagen und Schwarzenbach zeigte es sich aber, daß bereits nach Vermehrung der Chromosomenzahl auf das Doppelte die Individuen- und Zellgröße erheblich abnimmt. Meine eigenen Beobachtungen an aus Sporen entstandenen Diplonten stehen damit insoweit in Einklang, als auch hier die Verdoppelung der Genomquantität eine Verringerung der Individuengröße (nicht Zellgröße) bedingt. Die minimale Menge Chromatins, die das Weibchen mehr besitzt, könnte sich trotzdem, nachdem es sich nicht um Verdoppelung des Genoms handelt, noch in einer Vergrößerung der Gesamtgröße des weiblichen Thallus äußern, aber in einer so geringen, daß sie makroskopisch kaum in Erscheinung treten könnte. Wenn die weibliche Pflanze aber tatsächlich größer ist, so findet dieser Umstand vielleicht eine Erklärung darin.

daß der verschieden große Stoffverbrauch beider Geschlechter bei der Ausbildung der Geschlechtsorgane von entscheidendem Einfluß auf die Thallusgröße ist. Zu dieser Frage soll im nächsten Kapitel Stellung genommen werden.

f) Vergleich der männlichen und weiblichen Pflanzen von *Aspiromitus sampaloensis*.

Antheridienhäufigkeit.

Zunächst sei die männliche Pflanze untersucht. An insgesamt 64 Vegetationspunkten wurden mit Hilfe des Präpariermikroskops die Antheridienhöhlen einschließlich der Anlagen gezählt. Dies läßt sich sehr leicht bewerkstelligen, wenn man die Thalli von der anhaftenden Erde befreit und im durchfallenden Licht betrachtet. Selbst ganz junge Anlagen, die erst 4—6 Antheridien ausgebildet haben, lassen sich noch erkennen. Es treffen auf 64 Vegetationsscheitel 385, d. h. auf einen Scheitel 6,01 Antheridienhöhlen. In einer einzigen voll ausgebildeten Höhle zählt man nun stets zwischen 50 und 63 Einzelantheridien verschiedenen Alters, davon zwischen 25—30 voll ausgereifte. Nimmt man im Mittel 55 Antheridien pro Höhle, so gibt jeder Vegetationspunkt ungefähr 330 Antheridien den Ursprung[1]).

Archegonhäufigkeit.

Dieselbe Zählung der Häufigkeit angelegter und ausgebildeter Archegonien wurde nun auch für die weibliche Pflanze vorgenommen. Das war aber nicht so einfach, da die Archegonien in der Aufsicht bei weitem nicht so sicher erkannt werden können als die Antheridien. Aufhellung und verschiedene Färbungen führten nicht zum Ziel.

Eine eindeutige Zählung gelang dann auf folgende Art: Die frischen Thalluslappen wurden von der anhaftenden Erde befreit, dann schnitt ich vorsichtig mit dem Rasiermesser einige Zellagen auf der Unterseite ab. Jedes Archegon wird kenntlich an der charakteristischen Anordnung der Halskanalzellen, in deren Mittelpunkt ein brauner Kern sichtbar ist, der von der Schleimausfüllung des Halskanals herrührt (Fig. 14). Es ergab sich: 34 Vegetationspunkte erzeugen 272 Archegonien. Im Mittel treffen auf jeden Vegetationspunkt 8 Archegonien.

Vergleich von ♂ : ♀ Thalli.

Stellen wir die gefundenen Zahlen einander gegenüber, so ergibt sich ein Verhältnis von

$$♂ : ♀ = 330 : 8 = 41 : 1.$$

1) Diese Zahl dürfte nicht wesentlich überschritten werden; nachdem alle angelegten Antheridien zur Reife gekommen sind und ihre Spermatozoiden abgegeben haben, stirbt der ganze Komplex ab.

Die Leistungen der beiden Geschlechter sind also außerordentlich verschieden. Während der weibliche Thallus ein einziges Archegon erzeugt, produziert der männliche 41 Antheridien mit reifen Spermatozoiden. Es ist dabei ganz klar, daß der Stoffverbrauch zum Aufbau dieser zahlreichen Antheridien ganz ungeheuer ist. Somit erhellt, daß gerade dieser ungewöhnliche Stoffverbrauch des Männchens, der geringe des Weibchens für die verschiedene Größenentwicklung der beiden Geschlechter verantwortlich gemacht werden muß. Die bei der weiblichen Pflanze eingesparten Stoffe kommen der Vergrößerung des Thallus zugute. Bemerkenswert ist hierzu noch, daß bei gleichalterigen Pflanzen immer die männlichen früher mit der Ausbildung von Geschlechtsorganen beginnen und damit ein kräftiger Stoffentzug einsetzt, der schon im frühen Stadium ein intensives Flächenwachstum unterbindet. Für *Aspiromitus* möchte ich deshalb annehmen, daß der so auffällige Geschlechtsdimorphismus nicht auf Unterschiede der Chromatinquantität, sondern auf ungleichen Stoffverbrauch der beiden Geschlechter zurückzuführen ist.

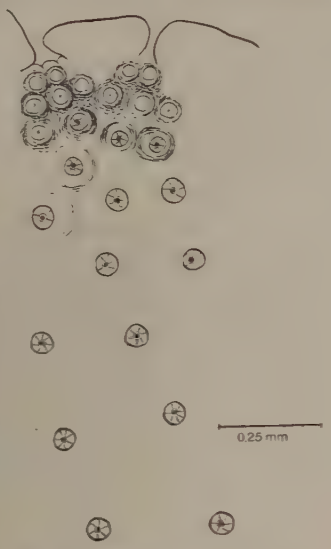


Fig. 14. Skizze von der Verteilung der Archegonien bei *Aspiromitus sampalocensis*. Drei Vegetationspunkte erzeugen 26 Archegonien, von denen die jungen mit Schleimringen umgeben sind.

2. Die Geschlechtsverhältnisse von *Anthoceros tjipanasanus*.

a) Die Häufigkeit der männlichen und weiblichen Organe bei *Anthoceros tjipanasanus*.

Beim Vergleich der Häufigkeit der männlichen und weiblichen Geschlechtsorgane des monözischen *Anthoceros tjipanasanus* kommt man selbstverständlich auf ganz andere Ergebnisse als bei dem diözischen *Aspiromitus sampalocensis*. Während bei letzterem eine riesenhafte Überproduktion an Antheridien vorliegt, wie dies auch im Interesse der Sicherstellung der Befruchtung gefordert werden muß, sind bei dem monözischen *Anthoceros tjipanasanus* die Verhältnisse gerade umgekehrt. Es wurden gemessen: 31 Vegetationspunkte mit 163 Archegonien und

36 Antheridienhöhlen. Jeder Vegetationspunkt erzeugt also im Mittel 5,25 Archegonien und 1,16 Antheridialhöhlen. Da jede voll ausgebildete Antheridialhöhle immer nur 2 bzw. 4 Antheridien aufzuweisen hat, so stellt sich bei *Anthoceros tjipanasanus* das Verhältnis von Archegonien: Antheridien = 5,25 : 2,32 bzw. 4,64, oder was dasselbe ist wie 1 : 0,44 bzw. 0,88.

Da diese Antheridien bei jedem einzelnen Thalluslappen an verschiedenen Stellen stehen, wird die Befruchtung absolut sicher erreicht, was auch die große Anzahl der entstehenden Sporogone deutlich veranschaulicht.

b) Verteilung der Geschlechter bei *Anthoceros tjipanasanus*.

Die Verteilung der beiden Geschlechter auf dem Thallus erweckt einiges Interesse. Jeder einzelne Vegetationspunkt ist befähigt, nacheinander beide Geschlechter zu erzeugen. Bei den zahlreich ausgeführten Längsschnitten durch die Vegetationspunkte ergab sich folgendes: Auf die Scheitelzelle folgen nach rückwärts 2—4 Antheridialhöhlen, dann mehrere Archegonien oder umgekehrt. Die gleiche Erscheinung ist auch von A. W. Haupt (1926) bei *Preissia* beobachtet worden. Dort ist das Entstehen der Geschlechter von der Jahreszeit abhängig. Antheridien werden im Frühling, Archegonien im Frühsommer gebildet. Der jahreszeitliche Einfluß scheidet bei *Anthoceros* bei raschem Wechsel der Geschlechtsformen aus. Was hier den Umschlag bedingt, läßt sich nicht entscheiden.

Neben diesen bisexuellen Thallusstreifen trifft man häufig auch solche, welche nur das eine Geschlecht ausgebildet haben. Im Innern der verzweigten Thalli sind meistens die rein weiblichen Lappen anzutreffen, die an Zahl den männlichen bedeutend überlegen sind und vielfach am Rand als kurze Seitenlappen auftreten. Gegen die Annahme, daß schlechte Ernährung männliches Geschlecht bedingt, sprechen

c) Versuche zur Beeinflussung der Geschlechtsverteilung durch verschiedenartige Ernährung.

1. Die Pflanzen wurden gewaschen, von der anhaftenden Erde befreit, nun in Petrischalen auf ausgeglühten, groben Quarzsand gebracht und mit destilliertem Wasser feucht gehalten. Durch Unterbindung der Zufuhr mineralischer Nährstoffe trat eine Vermehrung der Antheridien nicht ein.

2. Im zweiten Falle wurde die Assimilationstätigkeit in verschiedenem Maße herabgesetzt. Ein Drittel des Kulturkastens blieb ständig im Licht, das zweite Drittel wurde durch Abdecken nur ca. 7—8 Stunden im Lichte

belassen, während das letzte Drittel nur 3—4 Stunden dem Lichte ausgesetzt wurde. Die Unterschiede waren gewaltig, aber nur im Wachstum. Während die ständig beleuchteten Pflanzen nach wenigen Wochen bereits ihre ganze zur Verfügung stehenden Fläche überzogen hatten, wiesen die Pflanzen mit nur 3—4stündigem Lichtgenuß eine nur geringe Vergrößerung auf. Eine Zunahme der Antheridienhäufigkeit als Einfluß der schlechteren Ernährung war aber auch bei ihnen nicht festzustellen.

3. Zytologie.

a) Technik.

Fast alle Chromosomenpräparate wurden nach der Heitzschen (1925/26) Methode hergestellt. Um Teilungsstadien von Gewebezellen zu erhalten, erwies sich die Zeit kurz vor Tagesanbruch für die Fixierung günstig. Die Beobachtungen wurden an Gewebe- und Antheridienzellen gemacht. Es ist bemerkenswert, daß die Kernteilungen in den Antheridien einen auffallenden Synchronismus aufweisen, in dem die Zellen sich immer in einem ganzen Sektor gleichzeitig zur Teilung anschicken und die gleiche Phase der Kernteilung zeigen. Bei der großen Anzahl der gleichzeitig zu überschauenden Teilungsstadien sind dann immer einige von solcher Klarheit, daß die Chromosomensätze mit größter Sicherheit an ihnen festgelegt werden können. Nur wenige Chromosomenbilder wurden zum Vergleich nach Mikrotomschnitten, die mit Hämatoxylin nach Heidenhain gefärbt waren, gezeichnet. Sie zeigten keinerlei Abweichungen.

b) Die Chromosomensätze der einzelnen Arten.

Eine Reihe früherer Autoren hat sich bereits mit der Chromosomenzahl der Anthoceroteen befaßt und beinahe alle haben übereinstimmend die Zahl n = 4 festgestellt.

Ihre Ergebnisse seien in der folgenden Tabelle kurz zusammengestellt.

Untersuchte Art	Autor	Hapl. Zahl	Bemerkungen
Anthoceros laevis	Davis (1899)	4	An Sporenmutterzellen
„ „	Bagchee (1920)	4	„ Antheridien
„ „	Lorbeer (1924)	8	„ Sporenmutterzellen
„ „	Wentzel (1929)	4	„ „
„ „ *Miyabeanus*	Tatuno (1933)	6	„ Thallus- und Sporophytenzellen
„ *punctatus*	Wentzel (1929)	4	„ Sporenmutterzellen
„ *dichotomus*	Heitz (1927)	4+1	—
„ *Husnoti*	Scherrer (1915)	4	„ Sporenmutterzellen

Eine von früheren Autoren sich grundsätzlich unterscheidende Angabe stammt von Heitz (1927), der mit Hilfe seiner neuen Kochmethode neben einer großen Menge Chromosomenzahlen anderer Pflanzen auch

die von *Anthoceros dichotomus* zählte und 4 + 1 sehr kleines feststellen konnte. Die neueste Untersuchung stammt von Tatuno (1933), der an *Anthoceros laevis* und *A. Miyabeanus* sogar 6 Chromosomen zählt und abbildet.

Meine eigenen Beobachtungen geben beiden recht. Bei *Aspiromitus* wurden 5, bei *Anthoceros* 6 Chromosomen gezählt.

Es wurden folgende Arten untersucht: 1. *Aspiromitus sampalocensis* ♂ und ♀, 2. *Aspiromitus* spec. *Singapore* ♂ und ♀, 3. *Anthoceros laevis* ♀, 4. *Anthoceros* spec. *Haightsplace* ♀. Allgemein läßt sich sagen, daß die Chromosomen der aufgeführten Arten außerordentlich klein sind, so daß man gezwungen ist, mit besonders starker Auflösung zu arbeiten (Zeiss Imm. 2 mm, n. A. 1,4 × Cp. Okular 20). Um günstige Präparate zu erhalten, ist es nötig, nur die Vegetationspunkte von solchen Pflanzen zu nehmen, die durch Umlegen auf frische Böden zu gutem Wachstum angeregt und ungefähr ½ Stunde vor Tagesanbruch fixiert werden.

Aspiromitus sampalocensis ♂ (Fig. 15).

Die Chromosomensätze wurden an Antheridien festgestellt. Sie ergaben 4 + 1 kleines Chromosom. Über ihre Form lassen sich keine streng gültigen Angaben machen. Doch lassen sich stets wiederkehrende Formen unterscheiden. Danach setzt sich der Chromosomensatz wie folgt zusammen: Wir treffen drei große Chromosomen an, von denen eines häufig in der Mitte symmetrisch abgewinkelt ist; das zweite ist U-förmig asymmetrisch, der eine Schenkel ist etwas verkürzt. Das dritte Chromosom ist gerade oder nur schwach gebogen, beginnt oft am einen Ende spitz und zeigt am anderen Ende eine knopfförmige Verdickung, die mit dem übrigen Körper des Chromosoms durch ein schwach gefärbtes Stück verbunden ist. Manchmal sind diese schlecht färbbaren Partien ganz dünn ausgezogen, so daß eine solche Platte den Anschein erweckt, als wären 6 Chromosomen vorhanden. Es ist übrigens nicht ausgeschlossen, daß bei stark gequetschten Präparaten tatsächlich einmal ein solches schmales Verbindungsstück abbricht und man dann 6 Chromosomen zählt.

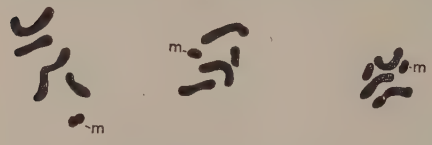


Fig. 15. Haploider Chromosomensatz des ♂ *Aspiromitus sampalocensis*, *m* das kleine Geschlechtschromosom.

Das vierte Chromosom ist kleiner als die vorbeschriebenen, meist gerade oder schwach gebogen. Besonderes Interesse verdient das fünfte Chromosom. Es ist das kleinste von allen, elliptisch oder achterförmig,

das sich stets sehr stark färbt und nach Heitz mit m (minor)-Chromosom zu bezeichnen wäre. Besondere Bedeutung gewinnt dieses m-Chromosom erst, wenn man den Satz von *Aspiromitus sampalocensis* ♂ mit dem von *Aspiromitus sampalocensis* ♀ vergleichend betrachtet.

Aspiromitus sampalocensis ♀ (Fig. 16)

enthält nämlich an Stelle des m-Chromosoms ein wesentlich größeres, das sich ebenfalls auffallend stark färbt und eine sehr verkrümmte und verbogene Gestalt aufweist. Es unterliegt keinem Zweifel, daß wir in dem m-Chromosom des männlichen Satzes ein Geschlechtschromosom vor uns haben, dem im weiblichen ein größeres, ebenfalls auffallendes Chromosom entspricht.

Fig. 16. Dasselbe für *Aspiromitus sampalocensis* ♀, mit größerem Geschlechtschromosom G.

Aspiromitus spec. *Singapore* ♂ und ♀ (Fig. 17).

Bei dieser ebenfalls diözischen Aspiromitus-Art liegen die Verhältnisse analog. Auch hier treffen wir das männliche m-Chromosom, dem im weiblichen ein größeres entspricht.

Fig. 17. Analoge Verhältnisse für den diözischen *Aspiromitus* spec. *Singapore* ♂ und ♀.

Anthoceros laevis (Fig. 18).

Bei *Anthoceros laevis* ergab die Untersuchung 6 Chromosomen. Der Größe nach kann man hier 2 große, 2 mittlere u. 2 kleine unterscheiden. Eines der großen ist meistens symmetrisch abgewinkelt, die nächsten 3 gerade oder schwach gebogen, 5 und 6 sind kugelig bis elliptisch.

In gleicher Weise stellen sich auch die Chromosomensätze von *Anthoceros tjipanasanus* und *Anthoceros* spec. *Haightsplace* dar.

Fig. 18. Chromosomensatz für *Anthoceros laevis*.

c) Heterochromatin und Geschlechtschromosomen.

Ich habe bereits betont, daß die Färbung der Chromosomen nicht einheitlich ist, daß vielmehr die Geschlechtschromosomen und die verdickten Enden von zwei weiteren Chromosomen eine stärkere Tingierbarkeit aufweisen. Es

lag die Vermutung nahe, daß diese Erscheinung als Heteropyknose zu betrachten sei, daß also bei *Anthoceros* und *Aspiromitus* Heterochromosomen vorkommen.

Montgomery (1904) bezeichnet als Heterochromosomen solche, welche bei Tieren in der Wachstumsperiode der Spermatozyten Heteropyknose zeigen. Heitz (1928), der an Lebermoosen zuerst bei *Pellia* Heterochromatin aufgefunden hat, gebrauchte den Begriff Heterochromosom in dem von Montgomery beigelegten rein morphologischen Sinne, im Gegensatz zu anderen Ansichten, die Heterochromosom gleich Geschlechtschromosom setzen wollen (Correns 1928). Er versteht unter Heteropyknose: „Das von den übrigen Chromosomen in der Pro- und Telophase abweichende Verhalten ganzer Chromosomen oder Chromosomenstücke während der gesamten Entwicklungsdauer eines Individuums oder auf bestimmten Entwicklungsstadien. Chromosomen, die partiell oder total heteropyknotisch sind, werden als Heterochromosomen bezeichnet."

Wenn bei *Aspiromitus* ebenfalls Heteropyknose vorkommt, dann müßte sie sich an jungen Interkinesekernen und auch in den Kernen ausgewachsener Zellen nachweisen lassen. Die ersten daraufhin untersuchten frischen Präparate brachten zunächst keinen eindeutigen Erfolg. Das Verfahren wurde deshalb etwas modifiziert. Das zerzupfte Material wurde wie üblich aufgekocht und dann mit reichlich Karminessigsäure versehen in einer feuchten Kammer 24 Stunden sich selbst überlassen. Nach dieser Zeit war das gesamte Material stark dunkelrot gefärbt. Nun wurde an Stelle der Karminessigsäure reine 45%ige Essigsäure durchgesaugt und erneut aufgekocht. Diese Maßnahme bewirkt eine Differenzierung in dem Sinne, daß das Plasma den größten Teil des aufgenommenen Farbstoffes wieder abgibt, während Chromosomen und Chromosomenstücke die intensive Färbung beibehalten. Als günstige Beobachtungsobjekte erwiesen sich die meristematische Zone am Fuße der Sporogone, Elateren und auch Sporenmutterzellen. Es konnten tatsächlich neben größeren Stücken für beide Geschlechter noch einige punktförmige Chromatinkörper nachgewiesen werden, die den heteropyknotischen Enden der Autosomen entstammen müssen. In manchen Fällen hatte sich das gesamte Heterochromatin am Rande des Kernes zu einer zusammenhängenden Masse zusammengeballt (besonders in Sporenmutterzellen), die sich bei sehr starkem Licht in eng beieinander liegende Körnchen auflösen ließen. Genauere Untersuchungen über das Heterochromatin lassen sich bei der außerordentlichen Kleinheit der Dinge nicht anstellen. Heteropyknose wurde für *Anthoceros laevis* unbewußt von R. Wentzel (1929) in Fig. 12 dargestellt. Die Enden der entstehenden Chromosomen sind bereits deutlich zu erkennen, während der übrige Teil erst in einer Andeutung vorhanden ist. Den zahlreichen Beobachtungen von Heitz über das Auftreten von Heterochromatin und Ge-

schlechtschromosomen bei Leber- und Laubmoosen läßt sich eine weitere anfügen, welche die gleichen Verhältnisse für *Anthoceros* und *Aspiromitus* bestätigt.

3. Beobachtungen an Polyploiden.

a) Diplonten durch Sporogonregeneration.

Die Erzeugung von polyploiden Thalli aus Regeneraten des Sporophyten ist bei Lebermoosen viel später gelungen als bei den Laubmoosen. Die Natur des Lebermoossporogons mit seiner ungenügenden Assimilationsfunktion mag daran schuld sein. *Anthoceros* mit seiner verhältnismäßig selbständigen Sporophase legt solche Versuche näher.

Frühere Versuche. Schon Lang (1901) verfiel auf die Idee, Sporogonstücke von *Anthoceros* von ungefähr 5 mm Länge auf ihre Regenerationsfähigkeit zu prüfen und hatte damit Erfolg. Er erhielt wenigzellige Regenerate, verfolgte aber ihre Weiterentwicklung nicht. Vergeblich wiederholten auch Cavers (1901) und Kreh (1909) ähnliche Versuche an Sporogonen von Marchantiaceen, Jungermanniaceen und Anthoceroteen. Erst Bornhagen (1926) und Schwarzenbach (1926) sahen ihre Bemühungen von Erfolg gekrönt. Auffallend ist, daß nur bei *Anthoceros laevis* Regenerate erhalten wurden, nicht dagegen bei *Anthoceros punctatus* und *Anthoceros Husnoti* (mit einer Ausnahme).

Eigene Versuche. Für meine Versuche verwendete ich den monözischen *Anthoceros tjipanasanus* und den diözischen *Aspiromitus sampalocensis*. An beiden Arten schnitt ich nach dem Vorbild Bornhagens die Sporogone mit dem Rasiermesser oder einem feinen Nirosta-Operationsmesser am Fuße ab und brachte die Thalli in Schalen mit steriler Nährlösung, wobei der Sporogonstumpf etwas über den Flüssigkeitsspiegel herausstand. Nur die monözischen Formen zeigten in einem geringen Prozentsatz Regenerate an der Schnittfläche, die diözischen, die interessanter gewesen wären, konnten in keinem Fall zur Regeneration veranlaßt werden. Schnitt ich die Sporogone nahe der Basis ab, so ging das im Thallus verbliebene Stück zugrunde, führte ich den Schnitt etwas höher, so wuchs das verstümmelte Sporogon weiter in die Länge. Bei ungestörter Korrelation zum ernährenden Gametophyten kugeln sich die Zellen an der Schnittfläche ab, wobei auch einige Zellteilungen vorkommen können, vielfach biegen sich die Ränder des Sporogons ein und verschließen die Wundfläche; aber weitere Zellteilungen finden nicht mehr statt, die entstehenden Sporen gelangen zur Reife.

Nach der von Schwarzenbach angegebenen Methode mit Sporogonstücken war kein Erfolg zu erzielen. Ich schnitt Sporogone in Stücke und legte die jungen Teile der Basis auf verschiedene Substrate: auf

sterilen Sand oder Kieselsäuregel mit Nährlösung getränkt; unmittelbar in Nährlösung; auf Agar mit mineralischen oder organischen Zusätzen. Die Stücke blieben oft wochenlang ohne die geringste Veränderung liegen um nach noch längerer Zeit dann allmählich abzusterben. Um eine höhere Ausbeute an Regeneraten zu erzielen, nahm ich meine Zuflucht zu den Wundhormonen. Ich brachte auf die Schnittzellen etwas Thallusbrei oder versuchte einzelne Zellen der Sporogonwandung durch Anstechen zu reizen und zu Teilungen zu veranlassen. Ich verwendete zum Stechen feine Glasfäden, Bambushaare (von der Blattscheide), die vorher in Thallusbrei, der die Wundhormone enthalten müßte, getaucht waren; ferner Brennhaare von *Urtica* und *Blumenbachia*, die artfremdes Eiweiß und wohl auch Wundhormone liefern.

Zellteilungen blieben aus, eine Beeinflussung durch Wundhormone war nicht erkennbar. Zum gleichen Resultat kommt auch Heitz (1925). Er stellt fest, daß bei seinen Objekten Wundstoffe als Ursache für Kernvergrößerung und Kernteilung bei der Regeneration nicht in Betracht kommen.

Die wenigen von der monözischen Art erhaltenen Regenerate wurden nach 7 Wochen abgeschnitten und auf Agar verpflanzt, wo sie außerordentlich langsam weiterwuchsen. Die Wuchsform war eine andere als bei den Regeneraten Bornhagens und Schwarzenbachs. Bei Bornhagen zeigte sich deutlich eine Neigung zur Aufteilung in kugelige Einzelzellen, während bei mir kompakte, walzliche Zellkomplexe zustande kamen. Nach 4½monatiger Kultur bildete sich die erste dichotome Verzweigung bei einer Größe von ½ mm. Leider gelang es nicht, die lebensschwachen Gebilde über den Winter hinwegzubringen. Eines nach dem anderen ging langsam zugrunde. Aus der Tatsache, daß nur ein geringer Prozentsatz der abgeschnittenen Sporogone regeneriert, daß ferner die weitere Entwicklung der Regenerate nur äußerst langsam vonstatten geht, ergab sich, daß *Anthoceros tjipanasanus* keinesfalls ein günstigeres Objekt für Regenerationsversuche darstellt als *Anthoceros laevis*. Nun haben sowohl Bornhagen als auch Schwarzenbach bereits gefunden, daß die künstlich erzeugten diploiden Gametophyten selbst nach 2½jähriger Kulturdauer keine Geschlechtsorgane ausbilden. Es war somit nicht zu erwarten, daß bei dem noch schlechter wachsenden *Anthoceros tjipanasanus* die Entstehung von Geschlechtsorganen eher eintreten würde. Außerdem waren gerade bei dem interessanteren diözischen *Aspiromitus* Regenerationen ausgeblieben. Daher wurden neue Versuche dieser Art nicht mehr angestellt[1]).

1) Campbell (1924) beobachtete in *Anth. fusiformis* eine verstärkte Columella und an Stelle der sporogenen Schicht zum Teil vegetatives Wachstum. Vielleicht ließe sich mit solchen Sporogonen, die bereits eine Neigung zu vegetativem Wachstum aufweisen, weiterkommen.

b) Entstehung diploider Gametophyten aus Sporen.

Bei einer Sporenaussaat von *Aspiromitus sampalocensis* war Burgeff ein langsam wachsendes Individuum aufgefallen, das sich als diploid erwies.

Methode der Gewinnung. Da das Auffinden diploider Sporen reine Zufallssache ist, wurden zahlreiche Sporenaussaaten auf Agar gemacht. Diese Aussaaten wurden von Zeit zu Zeit durchgesehen, alle langsam wachsenden, zurückbleibenden Individuen herausgenommen und einzeln auf neue Böden gesetzt. Dasselbe geschah mit Keimlingen, die durch besondere Wuchsform oder Farbe auffielen. Ein Teil der ausgewählten Pflänzchen wuchs dann allmählich rascher und wurde normal. Ein anderer Teil aber zeigte mit fortschreitendem Wachstum immer größere Unterschiede gegenüber normalen jungen Thalli. Diese erwiesen sich später bei der zytologischen Untersuchung tatsächlich als Diplonten, die 10 Chromosomen führten. Die Zahl der unter normalen Bedingungen auftretenden diploiden Sporen beträgt ungefähr 3—5‰ der normalen Sporen[1]).

Beschreibung der Diplonten.

Die Diplonten zeichnen sich, wie schon eingangs erwähnt, durch besonders langsames Wachstum aus. Sie sind von den Haplonten auf den ersten Blick zu unterscheiden. Vor allem ist der Diplont wesentlich kleiner. Vier verschiedene Wuchsformen kehren immer wieder:

1. Dicke, walzenförmige Körper mit zahlreichen Emergenzen, bis zu 25 Zellagen dick (Fig. 19, 20). Die einzelnen Pflänzchen stehen aufrecht in großer Anzahl beieinander und bilden ein kleines Polster, das sich in der Farbe vom gewöhnlichen Haplonten nicht abhebt.

1) Ich versuchte nun auch, den geringen Prozentsatz der abnormalen Sporen künstlich zu erhöhen. Zu diesem Zwecke wurden die Sporogone in Wasser von 43° C gebracht (45° C bewirkte Absterben) und eine halbe Stunde darin belassen. Diese Maßnahme zeitigte keinen Erfolg. Das gleiche Schicksal traf weitere Versuche, bei denen die Reduktionsteilung durch Stiche in die interkalare Wachstumszone mit feinen Nadeln oder Glasfäden, ferner Injektionen von 0,1%igem Chloralhydrat (von Wettstein bei Laubmoosen) an der gleichen Stelle gestört werden sollte. Eine Einwirkung dieser Maßnahmen war zweifellos erkennbar, aber nicht in dem gewünschten Sinne. Häufig fand ich bei der Aussaat der erhaltenen Sporen Tetraden, bei denen nur zwei Sporen groß und kräftig entwickelt waren, die beiden anderen dagegen sehr klein und kümmerlich. Bei der Aussaat ergab sich, daß die letzteren keimungsunfähig waren, die beiden ersteren dagegen sofort keimten und in verhältnismäßig kurzer Zeit zu kräftigen, aber normalen Haplonten gediehen.

2. Feine zierliche Form (Fig. 21) mit zahlreichen randlichen Auswüchsen, besonders langsam wachsend, dichte Polster bildend, die leicht als Ganzes vom Boden abzuheben sind. Häufig auftretend.
3. Dicke, aber wesentlich breitere Form (Fig. 22, 23, 24) mit zahlreichen Antheridien.
4. Dicke und breite Thalli mit vereinzelt (nur auf Schnitten) anzutreffenden Archegonien (Fig. 25, 26).

Fig. 19. Knollige, walzliche Wuchsform eines Diplonten. 3×.

Die jungen Zellen enthalten nur einen Chromatophor, in älteren, besonders aus dem Innern des Thallus, beobachtet man häufig auch zwei kleine Chromatophoren, die in alten Zellen oft eine absonderliche Form annehmen. Schleimhöhlen sind zahlreich vorhanden. Während an den durch Sporogonregeneration erhaltenen di-

Fig. 20. Diplont 1. Dicker, walzlicher Körper mit einer einzelnen Antheridialhöhle (A). 12×.

Fig. 21. Diplont 52. Feine, zierliche Form mit zahlreichen randlichen Auswüchsen, häufiger auftretend. 16×.

ploiden Gametophyten noch nach 2½ Jahren keinerlei Sexualorgane aufgefunden wurden, fruktifiziert der Sporendiplont, soweit er sich

Fig. 22. Der männliche Diplont 1 und der heterogenomatische Diplont 4. Die Antheridialhöhlen der männlichen Pflanze sind deutlich sichtbar.

Fig. 23. ♂ Diplont mit zahlreichen Antheridienhöhlen. 2,5×.

männlich differenziert, nach ½ jähriger Kultur in reichlichem Maße. Er bildet große Höhlen aus, in denen bis zu 40 Antheridien zusammenstehen. Sie sind von gleichem Aufbau wie die des Haplonten. Über die Größenverhältnisse wird in einem späteren Kapitel noch berichtet werden.

Von 75 Diplonten erwiesen sich 28 als männlich (Fig. 22 oben, 23), von den restigen (z. B. Fig. 25, 26) wurde vermutet, daß sie Weibchen seien. Jedoch gelang es trotz eifrigster Pflege nur bei sehr wenigen, Archegonien aufzufinden[1]).

Fig. 24. Diplont 85. Dicke, aber wesentlich breitere Form mit zahlreichen Antheridienhöhlen A. 10×.

1) Eine wochenlange Bestrahlung mit ultraviolettem Licht (täglich 1½ Minuten) förderte zwar das Wachstum, aber nicht die Bildung von Archegonien.

Die Fruchtbarkeit des weiblichen Diplonten ist wesentlich geringer als die des Haplonten, wo jeder Vegetationspunkt ungefähr 8 Archegonien bildet, beim Diplonten erzeugt jedes Pflänzchen kaum mehr als ein Archegon, das zudem noch einen etwas verkümmerten Eindruck macht.

Zytologie der Diplonten.

Die anfängliche Annahme, daß die ausgewählten, langsam wachsenden Pflanzen von besonderer Wuchsform Diplonten seien, wurde durch Zählung der Chromosomenzahl vollauf bestätigt. Die Analyse wurde wieder nach der Heitzschen Kochmethode an Antheridien oder an dem Vegetationspunkt nahe liegenden Gewebezellen vorgenommen.

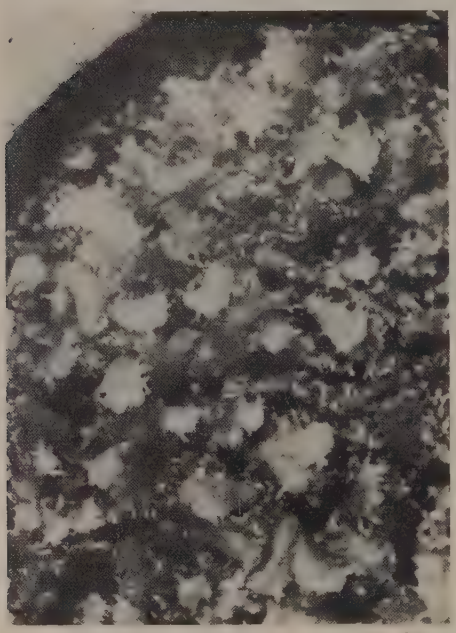


Fig. 25. Heterogenomatischer Diplont 5. 3×.

Der erste Diplont, der mir von Herrn Professor Burgeff gütigst zur Verfügung gestellt wurde, erwies sich als reines Männchen. Er enthielt mit 10 Chromosomen (Fig. 27) genau den doppelten Satz des Haplonten. Die zwei stark gefärbten m-Chromosomen waren deutlich sichtbar. So erklärt es sich, daß in den zahlreich beobachteten Präparaten niemals Anlagen des weiblichen Geschlechtes gefunden wurden. Dieser und noch eine Reihe anderer Diplonten waren homogenomatisch männlich.

Außer diesem männlich fruktifizierenden Diplonten wurden andere untersucht, die ich ihrem Habitus nach für weiblich hielt. Bei der Durchsicht der Präparate wurden bei zwei Diplonten Archegonien gefunden. Der Chromosomensatz der beiden (Fig. 28) erwies sich als heterogenomatisch, es wurden das m-Chromosom und das größere weibliche Geschlechtschromosom nebeneinander festgestellt. *Aspiromitus sampalocensis* zeigt hier dieselbe Erscheinung wie die aus Dyaden entstandenen

Individuen von *Sphaerocarpus* und *Pellia* (Lorbeer), wo trotz des Vorhandenseins der Chromosomensätze beider Geschlechter das weibliche dominiert und somit nur Archegonien zur Ausbildung gelangen.

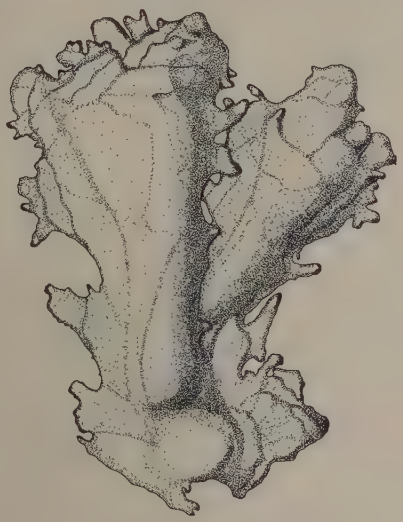


Fig. 26. Dicker und breiter Thallus eines Diplonten mit einzelnen Archegonien (diese nur auf Schnitten sichtbar). 11×.

Vergleichend morphologische Analyse der männlichen Haplonten und Diplonten.

Aus der vorstehenden Beschreibung des Diplonten geht schon hervor, daß sich die Diplonten von den Haplonten wesentlich unterscheiden. Beide Formen seien einander gegenübergestellt und vergleichend betrachtet.

α) Jugendformen.

Die haploide Spore keimt bereits nach wenigen Tagen und entwickelt sich rasch zu einem kleinen bandförmigen Thallus, der sich erst verhältnismäßig spät verzweigt. Die diploide Spore beginnt mit dem Auskeimen bedeutend später, ihre Entwicklung verläuft infolge ihrer geringen Teilungsrate sehr langsam, reiche Verzweigung tritt bereits in sehr jugendlichem Stadium auf; die einzelnen Thalluslappen liegen nicht dem Substrat auf, sondern streben in die Höhe.

Fig. 27. Homogenomatisch ♂ diploider Chromosomensatz. *m* die beiden Geschlechtschromosomen.

Fig. 28. Heterogenomatischer, diploider Chromosomensatz. Männliche und weibliche Geschlechtschromosomen gleichzeitig vorhanden.

β) Erwachsene Pflanzen.

Die haploiden Pflanzen entwickeln breite, flache Thalluslappen von mindestens 1 cm Länge und 4—4,5 mm Breite, die durch häufige dichotome Gabelung eine Rosette erzeugen. Der einzelne Thalluslappen des Diplonten erreicht bei kräftigen Exemplaren höchstens eine Größe von 4—5 mm bei einer Breite von 2 mm. Der Wuchs ist polsterförmig.

γ) Fruchtbarkeit.

Die Fruchtbarkeit des Haplonten ist (wie aus einem vorstehenden Kapitel hervorgeht) außerordentlich groß. Die Ausbildung der ersten männlichen Geschlechtsorgane erfolgt bereits 2 Monate nach der Keimung. Von dieser Zeit an hält die Neuanlage von Antheridialhöhlen mit dem Wachstum an den Vegetationspunkten Schritt. Jede einzelne Höhle bringt im Mittel 60 Antheridien. Auch die Fruchtbarkeit des Diplonten muß als gut bezeichnet werden. Infolge des viel langsameren Wachstums tritt die Geschlechtsreife zu einem späteren Zeitpunkt, nach 5—6 Monaten ein. Selbstverständlich ist bei den viel geringeren Ausmaßen des Diplonten die Zahl der Antheridialhöhlen viel kleiner, das Verhältnis der Thallusgröße zur Antheridialhöhlenzahl ist aber ungefähr das gleiche wie beim Haplonten.

Die Verteilung der Geschlechtsorgane ist infolge der anders gearteten Wuchsform bei beiden Formen verschieden. Beim Haplonten treffen wir die Antheridialhöhlen in zahlreichen Reihen an, der Diplont bildet bei guter Fruchtbarkeit mehrere Höhlen aus, die hintereinander angeordnet sind, da bei der geringen Thallusbreite für mehr als eine Höhle nebeneinander kein Platz ist. Die ausgeprägte „Halskrause" an der Mündung der Höhlen des Haplonten ist beim Diplonten ebenfalls deutlich zu erkennen. Jede Höhle des letzteren bringt im Mittel 40 Antheridien hervor, deren Aufbau aus vier Stockwerken einschließlich der Öffnungskappe mit dem des Haplonten übereinstimmt. In wenigen Fällen nur ist der stockwerkartige Aufbau der Antheridienwandung durch abnormale Ausbildung der Zellen bis zur Unkenntlichkeit verzerrt. Nur in der Größe bestehen einige Unterschiede (s. späteres Kapitel).

δ) Zellgröße der Thalli.

Es muß darauf hingewiesen werden, daß vergleichenden Messungen der Zellgrößen bei dem vollkommen verschiedenen Wuchs von Haplont und Diplont große Schwierigkeiten im Wege standen. Daß überhaupt Messungen an Thalluszellen vorgenommen wurden, lag daran, daß sowohl Bornhagen als auch Schwarzenbach mit Verdoppelung der Chromosomenzahl nicht eine Zunahme der Zellgröße, sondern vielmehr eine Abnahme auf die Hälfte übereinstimmend feststellten. Diese Erscheinung scheint aber nur an Sporogonregeneraten zuzutreffen, da die Sporendiplonten keineswegs mit so kleinen Zellen ausgestattet sind, wovon bereits

eine flüchtige Betrachtung überzeugt. Um Zahlenwerte zu erhalten, wurden Oberflächenzellen des Thallus unter gleichen Umständen herausgezeichnet und gemessen. Es kamen nur solche Zellkomplexe zur Bearbeitung, die sich in größerer Entfernung vom Vegetationspunkt befanden und von denen mit Sicherheit anzunehmen war, daß sie ausgewachsen waren. 140 Zellen ergeben im Mittel:

	Fläche pro Zelle	Verhältniszahl
Haplont Diplont	630 μ^2 712 μ^2	1 : 1,13

Wenn diese Messungen auch keinen Anspruch auf absolute Genauigkeit machen können, so geht doch wenigstens die Größenordnung aus ihnen klar hervor; sie besagen, daß im Gegensatz zum heterogenomatischen Regenerationsdiplonten bei homogenomatischen Sporendiplonten die Zellgröße gegenüber dem Haplonten ansteigt.

ε) Größe der Antheridien und Zellen des 2. Stockwerks.

Wenn bei Messungen an Thalluszellen infolge der morphologischen Verschiedenheit des Vergleichsmaterials nicht die erwünschte Genauigkeit zu erzielen war, so gibt die Ausbildung von Geschlechtsorganen des Haplonten und Diplonten ein Mittel an die Hand, um einander entsprechende Organe vergleichen zu können. Während der Wuchs des Diplonten im ganzen schwächlich ist, trifft dies für seine einzelnen Organe, im speziellen für die Antheridien nicht zu.

αα) Gesamtgröße der Antheridien der beiden Formen.

Es wurden stets nur solche Antheridien mit dem Mikrometerokular bei gleicher Vergrößerung gemessen, die reif, also ausgewachsen waren, deren Öffnungskappe aber noch geschlossen war. Als Länge wurde die Entfernung $2 \cdot l$ vom obersten Punkt der Öffnungskappe bis zur Ansatzstelle des Stieles angenommen, für die Breite $2 \cdot b$ die Stelle des größten Breitendurchmessers. Der Volumenberechnung wurde eine Ellipse zugrunde gelegt mit den Halbachsen l u. b, die große Achse ist Drehachse, die kleine Achse beschreibt dabei eine Kreisfläche. Hieraus errechnet sich das Volumen $= \frac{4}{3} l \cdot b^2 \cdot \pi$. Der entstehende Rotationskörper dürfte dem wirklichen Inhalt des Antheridiums am nächsten kommen. 50 Messungen ergaben im Mittel:

Anth. des	Länge in μ	Verhältnis der Längen	Breite in μ	Verhältnis der Breiten	Volumen in μ^3	Verhältnis d. Volumens
Haplonten	183 μ	1 : 1,3	89 μ	1 : 1,31	758 594	1 : 2,24
Diplonten	237,6 μ		117 μ		1 702 145	

ββ) Vergleichende Messung der Zellen des 2. Stockwerkes der Antheridienwandung (Fig. 10g).

Die Zellen wurden mit Hilfe des Abbeschen Zeichenapparates herausgezeichnet und mit einem Präzisionsplanimeter möglichst genau ausgemessen. Die Zelldicke wurde durch Heben und Senken der Mikrometerschraube ermittelt. Als Anhaltspunkte dienten feine Körnchen, die auf der Wandung lagen. Die Ergebnisse sind in der nachfolgenden Tabelle zusammengestellt.

	Zellfläche in μ^2	Verhältniszahl	Zelldicke in μ	Verhältniszahl	Zellvolumen = Fläche × Dicke in μ^3	Verhältniszahl
Haplont	398,72	1 : 1,67	3,52	1 : 1,12	1403,5	1 : 1,88
Diplont	665,72		3,97		2642,9	

Weitere Befunde an Diplonten.

Von den 75 in Kultur befindlichen Diplonten haben sich 28 als Männchen entwickelt, auf 4 weiteren konnten an Handschnitten Archegonien aufgefunden werden. Der Rest bildete noch keine Geschlechtsorgane aus.

Die vermutlich weiblichen Pflanzen lassen sich von den männlichen durch etwas breiteren, kräftigeren Wuchs unterscheiden. Es war natürlich nicht möglich und auch nicht erforderlich, von sämtlichen Diplonten die Diploidie an Hand von Chromosomenpräparaten festzulegen. 12 verschiedene Individuen wurden mit Sicherheit als diploid erkannt, so daß die Gewißheit besteht, daß auch alle anderen, die im Wuchs durchaus gleich sind, doppelten Chromosomensatz enthalten.

c) Kreuzung von Haplont ♀ mit Diplont ♂.

In Kulturkästen wurden beide Formen zusammengesetzt, nachdem sie zur Sicherheit auf etwa anhaftende männliche Haplonten untersucht worden waren. Nach mehreren Wochen waren neben ganz normal aussehenden Sporogonen einige wenige entstanden, die sehr kurz blieben, sich stark krümmten und bereits bei einer Länge von 1 cm reif wurden. Die darin entstandenen Sporen waren sehr unterschiedlich in der Form, teils kugeltetraedrisch, teils eckig, in der Größe wechselnd von 25—45 μ. Die Sporenaussaat aus einem solchen frühreifen triploiden Sporogon keimte mit großem Ausfall und brachte 175 haploide und 42 diploide Pflanzen. Ein so hoher Prozentsatz an Diplonten kann nur als Produkt einer Kreuzung von Haplont mit Diplont angesehen werden. Die zahl-

reichen normal aussehenden Sporogone gehen wahrscheinlich auf eine Befruchtung durch männliche Haplonten zurück, die immer wieder als Rückschläge aus den männlichen Diplonten auftreten.

Dem Versuch der Erzeugung tetraploider Sporogone war bis jetzt kein Erfolg beschieden.

Zusammenfassung der Ergebnisse.

Zu den Gattungsdiagnosen in Stephanis „Species Hepaticarum" lassen sich einige neue Merkmale für *Anthoceros* und *Aspiromitus* hinzufügen. *Aspiromitus* bildet lange Elateren aus mit kräftiger Wandverdickung (ohne Spiren), das Lumen ist oft nicht mehr sichtbar, während *Anthoceros* ein später in kurze Stücke zerfallendes Netzwerk erzeugt, dessen Wandverdickung geringer ist.

Aspiromitus hat schlanke, keulige Antheridien mit stockwerkartigem Aufbau der Wandungszellen und deutlicher Öffnungskappe, *Anthoceros* plumpe, kugelige, ohne deutlich gegliederte Wandungszellen, die Öffnungskappe ist schlecht ausgeprägt.

Die neuen *Anthoceros*- und *Aspiromitus*-Arten werden kurz beschrieben.

Die Sporen von *Aspiromitus sampalocensis* keimen auf anorganischen Nährboden nur im Licht, die Keimungsart (Keimschlauch oder Zellkörper) wird von der Lichtintensität bestimmt, sie ist nicht geschlechtsspezifisch. *Anthoceros tjipanasanus* keimt auch bei schwacher Beleuchtung mit Zellkörper.

Die Entwicklung der *Aspiromitus*-Arten erfolgt in ihren wesentlichen Grundzügen in der von früheren Autoren für die Gattung *Anthoceros* beschriebenen Weise.

Bemerkenswert ist bei dem diözischen *Aspiromitus sampalocensis* die außerordentlich reiche Produktion an Antheridien.

Jeder Vegetationspunkt der weiblichen Pflanze erzeugt nur ein Sporogon, obwohl im Mittel 8 Archegonien gebildet werden. Künstlich herbeigeführte reichliche Versorgung mit Spermatozoiden ändert an dieser Tatsache nichts. Mikrotomschnitte ergeben, daß in den übrigen befruchteten Archegonien Degeneration der Kerne stattfindet.

Durch eine Reihe von Versuchen wird erwiesen, daß ein selbständiges Sporogon nicht imstande ist, durch Eigenassimilation die Baustoffe für den Aufbau zu erzeugen, obwohl es morphologisch zur Assimilation befähigt ist. Der Sporophyt ist als „Parasit" des Gametophyten anzusehen.

Der Geschlechtsdimorphismus von *Aspiromitus sampalocensis* ist an den Sporen und Jugendformen nicht zu erkennen; erst mit Aus-

bildung der Geschlechtsorgane, die beim Männchen eher erfolgt als beim Weibchen, tritt er in Erscheinung. Als Ursache des Geschlechtsdimorphismus werden die großen Unterschiede im Stoffverbrauch der beiden Geschlechter angenommen. Dem männlichen Geschlecht wird von früher Jugend an zum Aufbau der Antheridien eine Menge Material entzogen, die dem Weibchen zur Vergrößerung des Thallus zugute kommt. Erst wenn dieses Sporogone zu ernähren hat, wird sein Wachstum auf längere Zeit sistiert.

Bei diözischen Formen findet eine riesige Überproduktion an Antheridien statt. Das Verhältnis von Antheridien zu Archegonien beträgt 41 : 1.

Bei monözischen Arten, bei denen die Befruchtung sichergestellt ist, ist es ökologisch verständlich, wenn Überproduktion nicht eintritt, weshalb hier sich das Verhältnis von Antheridien zu Archegonien auf 1 : 2 beläuft. Ein Vegetationspunkt, der längere Zeit Archegonien anlegte, läßt sich durch schlechte Ernährung (Mangel an Assimilation oder Mineralsalzen) nicht dazu umstimmen, nun Antheridien zu erzeugen.

Zytologische Untersuchungen nach der Heitzschen Methode ergaben als haploide Chromosomenzahl für *Anthoceros* — 6 und für *Aspiromitus*-Arten 4+1. Das männliche Geschlecht des diözischen *Aspiromitus sampalocensis* zeichnet sich durch ein besonders kleines (*m*) Chromosom aus, das mit einem größeren weiblichen als Geschlechtschromosomenpaar angesehen wird.

Die Angaben von Heitz lassen sich insofern ergänzen, als auch für die Gattungen *Anthoceros* und *Aspiromitus* Heterochromatin nachgewiesen wird.

Versuche zur Erzeugung von Diplonten durch Sporogonregeneration gelingen nur schwer bei monözischen Arten, mißlingen bei diözischen ganz.

Auslösung von Zellteilungen durch Wundhormone ist nicht festzustellen.

In normalen diploiden Sporogonen treten selten diploide Sporen auf, die zu ebensolchen Gametophyten aufgezogen werden. Sie sind in ihrem Habitus vom Haplonten vollkommen verschieden.

Die Zellgröße dieser Diplonten ist im Gegensatz zu den Regenerationsdiplonten anderer Arten nicht verkleinert, sondern vergrößert. Der Vergrößerungsindex ist für die verschiedenen Organe und Zellen verschieden. Er beträgt für die Wandungszellen des zweiten Stockwerks der Antheridien 1 : 1,88, für den Inhalt des Antheridiums 1 : 2,24, für Länge und Breite der Antheridien 1 : 1,3.

Die untersuchten Diplonten haben 8+2 Chromosomen und können sowohl homo- als auch heterogenomatisch sein.

Homogenomatische Männchen erzeugen reichlich Antheridien, bei den heterogenomatischen Diplonten dominiert das weibliche Geschlecht.

Die vorliegenden Untersuchungen wurden unter Leitung von Herrn Prof. H. Burgeff am Botanischen Institut der Universität Würzburg ausgeführt. Es ist mir eine angenehme Pflicht, Herrn Prof. Burgeff für die vielfache Unterstützung und Anregung sowie für die gütige Überlassung des von ihm selbst auf seinen Forschungsreisen gesammelten Materials meinen aufrichtigen Dank auszusprechen.

Literaturverzeichnis.

Bagchee, The spermatogenesis of Anth. levis. Ann. of Bot. **38,** 105—112 (1924). — Bornhagen, Die Regeneration (Aposporie) des Sporophyten von *Anthoceros laevis*. Biol. Zbl. **46,** 578—586 (1926). — Burgeff, Untersuchungen über Variabilität und Erblichkeit bei *Phycomyces*. Flora **108,** 353—448 (1915.) — Ders., Saprophytismus und Symbiose. Studien an tropischen Orchideen. Jena 1932. — Campbell, The Relationship of Anthocerotaceae. Flora **118/119,** 62—74 (1924). — Cavers, On asexual reproduction and regeneration in Hepaticae. New Phytologist **2,** 121—133 (1903). — Correns, Bestimmung, Vererbung und Verteilung des Geschlechts bei den höheren Pflanzen. Hdb. d. Vererbg.-Wissenschaft. Berlin 1928. — Davis, The spore mother cells of Anthoc. Bot. Gazette **28,** 89 (1899). — Gerassimow, Über die Größe des Zellkerns. Beih. z. Bot. Zbl. **18,** I, 45—118 (1905). — Goebel, Laboratoriumsnotiz. Flora **83,** 74—76 (1897). — Ders., Organographie der Pflanzen. Zweite Auflage, zweiter Teil. Jena 1915. — Ders., Archeg. Studien: Sporelaterteilung. Flora **122,** 33—56 (1927). — Ders., Morphologische und Biologische Studien, XII. Malesische Lebermoose. Ann. Jard. Bot. de Buitenzorg **39,** 1—116 (1928). — Haberlandt, Über Auslösung von Zellteilungen durch Wundhormone. Sitzungsber. d. Preuß. Ak. d. Wiss. I, 221—234 (1921). — Ders., Wundhormone als Erreger von Zellteilungen. Beiträge zur allgem. Botanik, 2. H., I (1923). — Haupt, Morphology of Preissia quadrata. Botan. Gazette **82,** 30—54 (1926). — Forest Heald, Gametophytic regeneration as exhibited by mosses and conditions for the germination of cryptogam spores. Bot Gaz. **26,** 169—210 (1898). — Heitz, Das Verhalten von Kern und Chloroplasten bei der Regeneration. Zeitschr. für Zellforsch. u. mikr. Anat. **2,** 69—86 (1925/26). — Ders., Der Nachweis der Chromosomen. Zeitschr. f. Bot. **18,** 625—681 (1925/26). — Ders., Über multiple und aberrante Chromosomenzahlen. Abhandl. d. Naturwiss. Ver. Hamburg **21,** 48—58 (1927). — Ders., Der bilaterale Bau der Chromosomen und Autosomen bei *Pellia* Fabbr., *P. epiphylla* und einigen anderen Jungermanniaceen. Planta **5,** 725—768 (1928). — Ders., Das Heterochromatin der Moose, I. Jahrb. f. wiss. Bot. **69,** 762—818 (1928). — Janczewsky, Vergleich. Entwicklungsgeschichte der Archegonien, 1—39 (1872). — Kashyap, Liverworths of the western Himalayas and the Panjap Plain. Lahore 1929. — Klebs, Beiträge zur Physiol. der Pflanzenzelle. Unters. aus dem Bot. Inst. Tübingen **2** (1886/88). — Kniep, Über Geschlechtsbestimmung und Reduktionsteilung. Verh. d. Physik.-Med. Ges. Würzburg **47** (1922). — Kreh, Über die Regeneration der Lebermoose. Nova Acta Acad. Caes. Leop. Carol. **90,** 90 (1909). —

Laage, Bedingungen der Keimung von Farn- und Moossporen. Beih. z. Bot. Zbl. **21,** 76—115 (1907). — Lang, On apospory in *Anthoceros levis*. Ann. of Bot. **15,** 503—510 (1901). — Leitgeb, Entwicklung der Kapsel von *Anthoceros*. Sitzungsber. d. Ak. d. Wiss., Wien, **73,** 1—12 (1876). — Ders., Untersuchungen über die Lebermoose. Heft 5. Graz 1879. — Lorbeer, Der Chromatophor, Chromosomenzahl und Dehiszenzlinie des Sporogons von *Anthoceros laevis*. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. **42,** 231—237 (1924). — Ders., Untersuchungen über Reduktionsteilung und Geschlechtsbestimmung bei Lebermoosen. Zeitschr. f. indukt. Abst.- und Vererbungslehre **44,** 1—109 (1927). — Ders., Geschlechtsunterschiede im Chromosomensatz und in der Zellgröße bei *Sphaerocarpus Donellii*. Zeitschr. f. Bot. **23,** 932—956 (1930). — Lotsy, Botanische Stammesgeschichte. Jena 1909. — Marchal, Aposporie et sexualité chez les Mousses, I, II, III. Bull. d. l'acad. roy. de Belgique (1907/09). — Montgomery, Some observations and considerations upon the maturation phenomena of the germ cells. Biol. Bull. **6** (1904). — Nees von Esenbeck, Naturgeschichte der europ. Lebermoose **4.** Breslau 1838. — Pringsheim, Über veget. Sprossung der Moosfrüchte. Sitzungsber. d. Ak. d. Wiss. Berlin 1876. — Reiche, Über die Auslösung von Zellteilungen durch Injektion von Gewebesäften und Zelltrümmern. Zeitschr. f. Bot. **16,** 241—278 (1924). — Ruge, Beiträge zur Kenntnis der Lebermoose. Flora **77,** 279—312 (1893). — Scherrer, Untersuchungen über Bau und Vermehrung der Chromatophoren und das Vorkommen von Chondriosomen bei *Anthoceros*. Flora **107,** 1—56 (1915). — Schmidt, Experimentelle Analyse der Genom- und Plasmonwirkung bei Moosen. Zeitschr. f. indukt. Abst.- und Vererbungslehre **57,** 306—342 (1931). — Schulz, Über die Einwirkung des Lichtes auf die Keimfähigkeit der Sporen der Moose, Farne und Schachtelhalme. Beih. z. Bot. Zbl. **11,** 81 (1901). — Schwarzenbach, Regeneration und Aposporie bei *Anthoceros*. Archiv d. Jul. Klaus-Stiftung. Zürich, **2,** 91—141 (1926). — Stahl, Über künstlich hervorgerufene Protonemabildung an dem Sporogon der Laubmoose. Bot. Ztg. **34,** 689—695 (1876). — Stephani, Species Hepaticarum. Bd. V. Genf 1916. — Tatuno, Über die Chromosomenzahlen bei drei Anthocerotaceen mit besonderer Rücksicht auf ihre Heterochromosomen. The Botanical Magazine **48,** 55—60 (1933). — Treboux, Keimung der Moossporen in ihrer Beziehung zum Licht. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. **23,** 397—401 (1905). — Waldner, Entwicklung des Antheridiums von *Anthoceros*. Sitzungsber. d. Ak. d. Wiss. Wien **75** (1877). — Wentzel, Die Tetradenbildung bei *Riccia glauca* L. und bei *Anthoceros laevis* L. und *punctatus* L. mit besonderer Berücksichtigung der Membranentstehung. Inaugural-Dissertation. Marburg 1929. — Wettstein, F. v., Kreuzungsversuche mit multiploiden Moosrassen, I. Biol. Zbl. **43,** 71—83 (1923). — Ders., II. Biol. Zbl. **44,** 145—168 (1924). — Ders., Morphologie und Physiologie des Formwechsels der Moose auf genetischer Grundlage, I. Zeitschr. f. indukt. Abst.- und Vererbungslehre **33,** 1—236 (1924). — Ders., Gattungskreuzungen bei Moosen. Zeitschr. f. indukt. Abst.- und Vererbungslehre **33,** 253—257 (1924). — Ders., Genetische Untersuchungen an Moosen. Bibliographia genetica **1** (1925). — Ders., Morphologie und Physiologie des Formwechsels der Moose auf genetischer Grundlage, II. Bibliotheca genetica **10** (1928).

Neuere botanische Veröffentlichungen

aus dem Verlag von Gustav Fischer in Jena

Die Süßwasserflora Mitteleuropas. Herausgegeben von Prof. Dr. **A. Pascher,** Prag.

9. Heft: **Zygnemales.** Zweite Auflage, bearbeitet von Priv.-Doz. Dr. **Viktor Czurda,** Prag. Mit 226 Abbild. im Text. V, 222 S. 1932 Rmk 9.—, geb. 10.—

10. Heft: **Bacillariophyta (Diatomeae).** Zweite Auflage, bearbeitet von Dr. **Friedrich Hustedt,** Bremen. Mit 875 Abbild. im Text. VIII, 466 S. Taschenformat. 1930 Rmk 18.—, geb. 19.50

14. Heft: **Bryophyta (Moose).** Sphagnales (Torfmoose), Bryales (Laubmoose), Hepaticae (Lebermoose). Zweite Auflage, bearbeitet von Prof. Dr. **H. Paul,** München, **W. Mönkemeyer,** Leipzig und Prof. Dr. **V. Schiffner,** Wien. Mit 264 Abbild. im Text. VIII, 252 S. 1931 Rmk 12.—, geb. 13.50

Pflanzensoziologie. Eine Reihe vegetationskundlicher Gebietsmonographien. Herausgegeben von der Staatlichen Stelle für Naturdenkmalpflege in Preußen.

Band I: **Vegetationskunde von Ostpreußen.** Von Dr. **H. Steffen,** Allenstein. Mit 67 Abbild. im Text. XIV, 406 S. gr. 8° 1931 Rmk 22.—, geb. 24.—

Band II: **Vegetationskunde der Karawanken.** Von **Erwin Aichinger,** Klagenfurt. Mit 57 Abbild. im Text. XIII, 329 S. gr. 8° 1933 Rmk 17.—, geb. 18.50

Pflanzenforschung. Herausgegeben von Prof. Dr. **R. Kolkwitz,** Berlin-Dahlem.

Heft 16: **Die Eisenorganismen.** Systematik und Morphologie. Von Dr. **Paul Dorff.** Mit 40 Abbild. im Text. III, 62 S. gr. 8° 1934 Rmk 3.60

Heft 17: **Experimentelle Studien über die Anpassung von Wasser- und Sumpfmoosen.** Von Dr. **Elsa Zastrow.** Mit 43 Abbild. im Text. VI, 70 S. gr. 8° 1934 Rmk 3.60

Heft 18: **Das Genus Cosmocladium.** Von Dr. **J. Heimans,** Amsterdam. Mit 8 Tafeln. III, 132 S. gr. 8° 1935 Rmk 11.—

Die Nährstoffaufnahme der Pflanze. Von Dr. **Henrik Lundegårdh,** Prof. in Stockholm. Mit 79 Abbild. im Text und 5 Tafeln. VIII, 374 S. gr. 8° 1932 Rmk 20.—, geb. 22.—

Die Stoffproduktion der Pflanzen. Von Dr. **P. Boysen Jensen,** o. Prof. der Pflanzenphysiologie an der Univers. Kopenhagen. Mit 43 Abbild. im Text. VI, 108 S. gr. 8° 1932 Rmk 4.50

Julius Sachs, der Begründer der neueren Pflanzenphysiologie. 1832—1897. Von **Ernst G. Pringsheim,** Prof. an der Deutschen Univers. in Prag. Mit 13 Tafeln. XII, 302 S. gr. 8° 1932 Rmk 16.—, geb. 18.—

Die Spaltungsgesetze der Blätter. Eine Untersuchung über Teilung und Synthese der Anlagen, Organisation und Formbildung, sowie über die Theorie der korrelativen Systeme. (Beitrag XVI zur synthetischen Morphologie.) Von Prof. Dr. **Martin Heidenhain,** Vorstand des Anatom. Instituts zu Tübingen. Mit 221 Abbild. und 11 Diagrammen im Text. XII, 424 S. gr. 8° 1932 Rmk 30.—, geb. 32.—

Die pflanzengeographische Stellung und Gliederung Italiens. Von Prof. Dr. **L. Adamović,** ehem. Direktor d. Botan. Instituts u. Gartens der Univers. Belgrad u. Dozent f. Pflanzengeographie a. d. Univers. Wien. Mit 51 pflanzengeograph. Originalkarten. XII, 259 S. gr. 8° 1933 Rmk 22.—, geb 24.—

Lehrbuch der allgemeinen Botanik. Von Dr. **F. A. F. C. Went,** o. Prof. der Botanik an der Univers. Utrecht. Vom Verfasser aus dem Holländischen übersetzt. Mit 274 Abbild. im Text. VI, 422 S. gr. 8° 1933 Rmk 19.—, geb. 20.50

Neuere botanische Veröffentlichungen

aus dem Verlag von Gustav Fischer in Jena

Deutsche Waldbäume und Waldtypen. Von Prof. Dr. **Walther Schoenichen,** Direktor der Staatlichen Stelle für Naturdenkmalpflege in Preußen. Mit 41 Skizzen im Text und 20 Waldbildern auf 10 Tafeln. XII, 208 S. gr. 8° 1933 Rmk 14.—, geb. 15.50

Pflanzenchemie und Pflanzenverwandtschaft. Von Dr. **Hans Molisch,** emer. o. ö. Prof. u. Direktor d. pflanzenphysiolog. Institutes a. d. Univers. Wien. Mit 12 Abbild. im Text. VIII, 118 S. gr. 8° 1933 Rmk. 5—, geb. 6.—

Die Sexualität als Problem der Genetik. Versuch eines kritischen Vergleiches der wichtigsten Theorien. Von Dr. **Felix Mainx,** Privatdozent an der Deutschen Univers. in Prag. III, 88 S. gr. 8° 1933 Rmk 5.—

Hundert Jahre Tradescantia. Von **Ernst Küster,** Gießen. Mit 7 Abbild. im Text. III, 36 S. gr. 8° 1933 Rmk 2.—

Die Flechten. Eine Einführung in ihre allgemeine Kenntnis. Auf Grund neuerer Forschungen und kritisch dargestellt von Dr. **Friedrich Tobler,** o. Prof. der Botanik an der Technischen Hochschule Dresden, Direktor des Botan. Instituts und Gartens. Mit 66 Abbild. im Text. V, 84 S. gr. 8° 1934 Rmk 5.50

Der Abbau. Eine entwicklungsgeschichtliche Studie zum Senilitäts- und Fortpflanzungsproblem. Von Dr. **Franz Ragaller.** Mit 3 Abbild. im Text. V, 85 S. gr. 8° 1934 Rmk 5.60

Geschichte des Botanischen Gartens der Universität Innsbruck. Von Prof. Dr. **E. Heinricher,** Vorstand des Gartens von 1889 bis 1928. Mit 5 Tafeln. 34 S. gr. 8° 1934 Rmk 3.—

Die Wuchsstofftheorie und ihre Bedeutung für die Analyse des Wachstums und der Wachstumsbewegungen der Pflanzen. Von Dr. **P. Boysen Jensen,** o. Prof. der Pflanzenphysiologie an der Universität Kopenhagen. Mit 26 Abbild. im Text. VI, 166 S. gr. 8° 1935 Rmk 7.50

Internationale Regeln der botanischen Nomenclatur. Angenommen von den Internationalen Botanischen Kongressen zu Wien 1905, Brüssel 1910 und Cambridge 1930. Dritte Ausgabe. XI, 152 S. (englisch, französisch, deutsch) Lex.-8° 1935 Rmk 7.—

Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage. Von Dr. **A. F. W. Schimper,** weil. o. ö. Professor an der Universität Basel. Dritte, neubearbeitete und wesentlich erweiterte Auflage, herausgegeben von Dr. **F. C. v. Faber,** o. ö. Professor an der Universität München. Zwei Bände. Mit 614 Abbild. im Text und auf Tafeln und 3 geograph. Karten. XXXVI, 1612 S. gr. 8° 1935 Rmk 90.—, geb. 97.—

Pflanzenphysiologie. Versuche und Beobachtungen an höheren und niederen Pflanzen, einschließlich Bakteriologie und Hydrobiologie mit Planktonkunde. Von Prof. Dr. **R. Kolkwitz,** Dahlem-Steglitz. Dritte, umgearbeitete Auflage. Mit 175 Abbild. im Text und 14 zum Teil farb. Tafeln. VII, 310 S. gr. 8° 1935 Rmk 12.—, geb. 13.50

Die Pflanzenzelle. Vorlesungen über normale und pathologische Zytomorphologie und Zytogenese. Von **Ernst Küster,** Gießen. Mit 323 Abbild. im Text. XII, 692 S. gr. 8° 1935 Rmk 34.—, geb, 36.—

Verlag von Gustav Fischer in Jena

F. A. F. C. Went †

Utrecht

Lehrbuch der allgemeinen Botanik

Vom Verfasser aus dem Holländischen übersetzt

Mit 254 Abbildungen im Text

VI, 422 S. gr. 8° 1933 Rmk 19.—, geb. 20.50

Inhalt: Einleitung. / **Morphologie.** 1. Cytologie. 2. Histologie. 3. Äußere Morphologie. 4. Entwicklungsgeschichte. 5. Sekundäre Gewebe. 6. Experimentelle Morphologie. / **Physiologie.** 1. Allgemeine Eigenschaften der lebenden Substanz. 2. Ernährung. 3. Atmung. 4. Wachstum. 5. Bewegungen. 6. Fortpflanzung. / Sach- und Namenregister.

Pharmazeutische Zentralhalle. 1933, Nr. 44: Das Buch ist als Einführung in die allgemeine Botanik nicht nur für Biologen, sondern auch für Pharmazeuten, Mediziner, Landwirte, Chemiker gedacht. Es setzt nur wenig Kenntnisse voraus und gibt doch so viel mehr als andere Lehrbücher, daß es sich im Gebrauchswert einem Handbuch nähert. Das bezieht sich vor allem auf die Physiologie, die durchaus voransteht. In ihr ist besonders die Ernährungsphysiologie umfangreicher und neuzeitlich behandelt. Hier ist eine erfreuliche Mittellinie zwischen experimenteller und in der Natur beobachtender Arbeit eingehalten. Auch in der Darstellung und Abbildung kommt das ökologische Moment erheblich mehr zur Geltung als in bisherigen Lehrbüchern. — Das Buch ist stark subjektiv, grade darum aber lebendiger und anziehender; es wird in der Zitierung neuerer Literatur besonders fruchtbar auf die Leser wirken. Es kann zur Selbstbelehrung und zum genußreichen Studium für den Pharmazeuten sehr empfohlen werden, es wird — was man nicht leicht von einem Lehrbuch sagt — Freude machen. F. Tobler, Dresden.

Österreich. botan. Zeitschr. Bd. 83, S. 311: . . . Wents Lehrbuch ist für Biologen, Pharmazeuten, Mediziner und andere biologisch eingestellte Studierende bestimmt. Ein solcher Studierender wird dieses Buch sehr gerne zur Hand nehmen, denn es ist so abgefaßt, daß man nicht nur mit Erfolg darin nachschlagen, sondern auch gerne die einzelnen Abschnitte lesen kann. . . . Es vermittelt nicht nur in angenehmer Weise dem Anfänger einen ausreichenden Grundstock von guten und in sich zusammenhängenden Kenntnissen, sondern vermag darüber hinaus infolge des persönlichen Standpunktes des Verfassers in bestimmten Teilbereichen auch auf den erfahrenen Botaniker anregend zu wirken.
Fr. Knoll, Wien.

Archiv d. Pharmazie. 1933, Heft 8: . . . Bei der Durchsicht des Buches fallen vor allem die zahlreichen Illustrationen auf, die zum größten Teile Originale sind. Sehr instruktiv wirken besonders die Photogramme durch die Lebendigkeit ihrer Darstellung; ferner sind zahlreiche Kurven abgebildet, die zweifellos geeignet sind, den Reaktionsverlauf physiologischer Erscheinungen dem Gedächtnis besser einzuprägen. Von besonderem Wert dürfte endlich die Wiedergabe einer größeren Anzahl von Apparaturen sein, die dem Studierenden das Zustandekommen der wissenschaftlichen Ergebnisse deutlich vor Augen führen.

Als ganz großen Vorzug des Buches muß man die klare Sprache und den Aufbau jedes Abschnittes aus bekannten Tatsachen hervorheben. Man merkt sofort, daß der Verfasser mit dem Leser einen persönlichen Konnex sucht und ihn gewissermaßen gesprächsweise an die einzelnen Probleme heranführt. Schürhoff, Steglitz.

Die Naturwissenschaften. 1934, Nr. 5: . . . Ganz besonders hervorzuheben ist die reiche Ausstattung des Buches mit Abbildungen, die fast alle neu sind, gute Zeichnungen und sehr schöne und instruktive Photographien. Es ist für den Botaniker eine Freude, einmal etwas anderes als die überall wiedergegebenen klassischen Abbildungen vorzufinden. . . . Wir sind dem holländischen Forscher dankbar, daß er sich bereit gefunden hat, sein Buch in die deutsche Sprache zu übertragen. . . . H. Gradmann, Erlangen.

Die Pflanzenzelle

Vorlesungen über normale und pathologische Zytomorphologie und Zytogenese

Von

Ernst Küster
Gießen

Mit 323 Abbildungen im Text

XII, 672 S. gr. 8° 1935 Rmk 34.—, geb. 36.—

Inhalt: Einleitung. / I. **Protoplasma.** Definition. Form und Konfiguration. Schichtung. Bewegungserscheinungen. Aggregatzustand. Struktur. Farbiges Protoplasma. Degeneration und Nekrose. Plasmodesmen. / II. **Zellkern.** Definition. Geschichtliches. Kernlose Protophyten. Form des Zellkerns. Größe der Zellkerne. Struktur der Zellkerne. Kernmembran. Aggregatzustand der Zellkerne. Lage der Zellkerne. Pathologie des Zellkerns. Teilung des Zellkerns. Pathologie der Mitose. Verschmelzung der Zellkerne. / III. **Plastiden.** Definition. Form und Größe der Chloroplasten. Zahl der Chloroplasten. Chromoplasten. Leukoplasten. Heteromorphie der Plastiden. Inhaltskörper der Plastiden. Augenfleck. Vermehrung der Plastiden. Metamorphose der Plastiden. Chondriosomen. Struktur und Aggregatzustand der Plastiden. Bewegungen der Plastiden. Funktion der Plastiden. Degeneration und Nekrose der Plastiden. Plastidenähnliche Gebilde. / IV. **Vakuole.** Definition. Form der Vakuolen. Entstehung, Wachstum und Vermehrung der Vakuolen. Chemie des Zellsaftes. Anhomogene Zellsäfte. Viskosität des Zellsaftes. / V. **Stärkekörner, Kristalle und andere tote Inhaltskörper.** Stärkekörner (Größe, Form, Chemie, Entstehung, Wachstum, Schichtung, Struktur, Lösung). Kalziumoxalatkristalle. Kieselkörper. Eiweißkristalloide. Eiweißspindeln. Fette Öle und Fette. Schwefel. Gasvakuolen. Zellulosekörner. Zellulin- und Fibrosinkörner. Mikrosomen. / VI. **Membran.** Definition. Vorformen. Entstehung. Wachstum. Struktur. Chemische Modifikationen. Zerstörung der Membran. Verwachsung der Membran. / VII. **Entwicklung der Zelle.** Größe. Form. Wachstum. Teilung. Fusion. Regeneration der Zelle. Symbiose. Alter und Tod der Zellen. / Schlußwort. Literatur. Autoren- und Sachregister.

Aufgabe dieses Werkes ist die Darstellung der Morphologie und der Entwicklung der Pflanzenzelle. Der Verfasser versucht, analytisch vorzugehen und die Vorgänge zu behandeln, deren Summe den Werdegang der Zelle bedeutet, und würdigt dabei die Vorgänge der pathologischen Zytogenese eingehender, als es in den Darstellungen anderer Zytologen geschehen ist. Die pathologische Zytogenese vergleichend neben der normalen zu schildern, soll zu den Hauptaufgaben gehören: eine zweite ist die Analyse dessen, was die experimentelle Zytologie bisher ermittelt hat und die Schilderung derjenigen anomalen Eigentümlichkeiten der Zelle, die wir willkürlich hervorzurufen in der Lage sind.

Das Buch ist für den Zellenforscher bestimmt; es wird aber auch imstande sein, den der Zytologie als Lernende zugewandten Biologen zu dienen. Den Anfänger, der vom zellularen Bau der Pflanzen, von Chromosomen und Chlorophyllkörnern noch nichts weiß, werden die Vorlesungen nicht befriedigen. Um der Betrachtungen willen, die das Buch den Fragen der pathologischen Zytogenese widmet, rechnet der Verfasser auch auf die Anteilnahme der Pathologen, die dem Studium der tierischen Zelle sich widmen.

Beilage: Prospekt vom Verlag **Gustav Fischer** in **Jena**, über **„Schimper, Pflanzengeographie"** 3. Aufl., bearbeitet von F. C. v. Faber.